



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Ecología trófica y análisis de la pesquería del cangrejo nadador *Ovalipes trimaculatus* en el norte del Golfo San Matías

Tesis para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área
Ciencias Biológicas

Paula de la Barra

Directora de Tesis: Dra. Maite Narvarte

Consejera de Estudios: Dra. Haydée Pizarro

Lugar de Trabajo: Centro de Investigación Aplicada Y Transferencia Tecnológica en Recursos Marinos "Almirante Storni" (ex Instituto de Biología Marina y Pesquera "Almirante Storni), San Antonio Oeste, Provincia de Río Negro

Defendida el 13 de agosto de 2018, Ciudad Autónoma de Buenos Aires

Ecología trófica y análisis de la pesquería del cangrejo nadador *Ovalipes trimaculatus* en el norte del Golfo San Matías

Resumen

Conocer cómo se relacionan las especies entre sí es un requisito indispensable para comprender y predecir la dinámica de las comunidades naturales. En particular, la evaluación de las redes tróficas provee información útil para conocer la estructura de una comunidad, además de establecer el marco para integrar las dinámicas poblacionales, las relaciones interespecíficas, la estabilidad, la biodiversidad y la productividad de un ecosistema y aportar un contexto a las estrategias de manejo de especies explotadas.

Mediante este trabajo de tesis se espera realizar el primer aporte al conocimiento del rol ecológico del cangrejo nadador *Ovalipes trimaculatus* en el norte del Golfo San Matías. En esta área, la especie toma particular relevancia económica y social por sostener una pesquería artesanal desde hace más de una década. Como objetivo general de la tesis se plantea evaluar la estrategia de alimentación de *O. trimaculatus* en el norte del Golfo San Matías, bajo la hipótesis general de que ésta incide en su distribución y afecta su disponibilidad para la pesquería.

Se estudió el efecto de la estacionalidad y la oferta de cebo que hacen los pescadores de esta especie sobre su dieta mediante el estudio de contenidos estomacales. *O. trimaculatus* presenta una dieta generalista y carnívora, similar a la de otras especies de portúnidos. Se hallaron cambios estacionales en la dieta natural siendo los crustáceos predominantes en invierno, y en verano, teleósteos y moluscos. El cebo resultó predominante en la dieta siempre que fue ofrecido, independientemente de la estación del año. También se realizó un experimento en acuario para evaluar la tasa de evacuación de la especie y el efecto de la temperatura sobre la misma. La tasa de evacuación disminuye en el tiempo pero más lentamente que lo esperado, y no se detectaron cambios en la misma entre las temperaturas evaluadas.

Se estudió la morfología del molinillo gástrico de *O. trimaculatus* a través de imágenes tomadas a lupa y microscopio electrónico de barrido hallándose que posee estructuras que corresponden a una dieta macrófaga y carnívora. El molinillo gástrico es similar al de otros portúnidos, especialmente a los de aquellos con dieta predominantemente carnívora. Los resultados respaldan la hipótesis de que esta estructura tiene un patrón básico, dado por la forma y los elementos que forman el molinillo gástrico; y sobre ese patrón, los hábitos tróficos moldean adaptativamente ciertos rasgos.

Se estudió la hipótesis de que *O. trimaculatus* esté utilizando fondos rocosos como áreas de forrajeo. El análisis de isótopos estables de C y N de esta especie y sus presas potenciales mostró que las presas de fondos rocosos contribuyeron conjuntamente al 50-80% de la dieta. Se concluye que, a pesar de habitar principalmente fondos arenosos abiertos, *O. trimaculatus* utiliza los afloramientos rocosos como áreas de forrajeo, probablemente debido a la mayor disponibilidad de presas que presentan.

La pesquería sobre *O. trimaculatus* es de acceso abierto, pobre en datos y tiene una demanda no satisfecha lo cual presenta un futuro preocupante para la actividad.

Los factores que limitan el esfuerzo de pesca se identificaron mediante el análisis de la operación de pesca y el proceso de toma de decisiones de los pescadores. También se estudiaron las tendencias de la CPUE, la composición de la captura en el espacio y el tiempo y la distribución batimétrica de la población. El viento, el rendimiento reciente y el precio del cangrejo fueron percibidos por los patrones como factores relevantes a la hora de decidir ir a pescar, pero no hubo relación entre estas variables y el esfuerzo pesquero. Las condiciones del viento limitaron fuertemente el número de días que los patrones pueden pescar cangrejo, por el contrario, las regulaciones legales, no se percibieron como restricciones. Sólo en un año la CPUE difirió del resto del período estudiado. La distribución batimétrica de la especie excedió la profundidad que los buceadores pueden alcanzar (20 m). La pesquería no mostró señales serias de agotamiento probablemente debido a la combinación de la distribución batimétrica de *O. trimaculatus* y a las características de la flota.

A través de información de una campaña de prospección bentónica se generó un modelo predictivo de la distribución de *O. trimaculatus* en el Golfo San Matías bajo la hipótesis de que su distribución depende de la profundidad, el tipo de sustrato y la abundancia de sus presas. La presencia de *O. trimaculatus* es más probable a menores profundidades y en sustratos de sedimento fino (limo, arena). Se halló una zona de alta abundancia al norte del golfo de la cual sólo una parte está siendo utilizada para explotar la especie.

Trophic ecology and fishery of the swimming crab *Ovalipes trimaculatus* at the northern San Matías Gulf

Abstract

To predict the dynamics of natural communities it is essential to understand how species interact. Particularly, the evaluation of trophic webs provides useful information to understand community structure, and establish a framework to integrate population dynamics, interspecific relationships, stability, biodiversity and productivity of an ecosystem; also providing a context for the management strategies of exploited species.

This thesis work makes the first contribution to the knowledge of the ecological role of the swimming crab *Ovalipes trimaculatus* in the northern San Matías Gulf. In this area, the species takes particular socio-economic relevance for it has sustained an artisanal fishery for more than a decade. The general objective of the thesis is to evaluate the feeding strategy of *O. trimaculatus* in the northern San Matías Gulf, under the general hypothesis that it affects the distribution of the species and its availability for the fishery.

We studied the effect of seasonality and the offering of bait by the fishers on the diet of *O. trimaculatus* through the study of stomach contents. *O. trimaculatus* presents a generalist and carnivorous diet, similar to that of other species of potunids. Seasonal changes were found in the natural diet. Crustaceans were predominant in winter, and teleosts and mollusks in summer. When bait was available it was predominant in the diet, regardless of the season. Besides, an experiment in aquaria was conducted to evaluate the evacuation rate of the species and the effect of temperature on it. The evacuation rate decreases in time but more slowly than expected, and no changes were detected in it between the temperatures evaluated.

The hypothesis that *O. trimaculatus* is using rocky bottoms in the area as foraging arenas was studied. C and N stable isotopes of *O. trimaculatus* and its preys were analyzed showing that preys from hard bottoms jointly contributed to 50-80% of the diet, hence concluding that despite inhabiting mainly open sandy bottoms, *O.*

trimaculatus uses rocky outcrops habitats as foraging arenas, probably due to their higher prey availability.

The fishery for *O. trimaculatus* is open access, data-poor and has an unfulfilled demand which raises concern on its future. The factors that limit the fishing effort were identified by analyzing the fishing operation and the decision making process of the fishers. CPUE, catch composition trends in space and time and the distribution of the population in a depth gradient were also studied. Wind, recent yield, and crab's price were perceived by skippers as relevant factors when deciding to go fishing, but there was no relationship between these variables and fishing effort. Wind conditions strongly constrained the number of days skippers can fish for crab, conversely, legal regulations, were not perceived as constraints. The CPUE of only one year differed from the rest of the studied period. The species' depth distribution exceeded the depth that the divers can reach (20 m). The fishery did not show serious signs of depletion, likely due to the combination of target species depth distribution, and fleet characteristics that limits fishers' operability.

Using information from a benthic survey campaign, the distribution of *O. trimaculatus* was modeled for the San Matías Gulf under the hypothesis that its distribution depends on depth, substrate type and prey abundance. The presence of *O. trimaculatus* is more probable at lower depths and on fine sediment bottoms (silt, sand). An area of high abundance was found north of the gulf which is only partially used by the crab fishers.

Agradecimientos

Muchas personas e Instituciones hicieron posible que obtuviera una formación de posgrado y que este trabajo se llevara a cabo.

Quiero agradecer en primer lugar a CONICET y al Estado Argentino que a través de una beca doctoral me permitieron dedicarle el tiempo necesario a mi formación doctoral. Sin este apoyo hubiera sido imposible para mí. A la Universidad de Buenos Aires por permitirme formarme en una institución pública y gratuita, incluso en esta etapa de posgrado. Al Centro de Investigación Aplicada Y Transferencia Tecnológica en Recursos Marinos "Almirante Storni" (ex Instituto de Biología Marina y Pesquera), y a la Escuela Superior de Ciencias Marinas de la Universidad del Comahue por brindar sus instalaciones y servicios para la realización de esta tesis.

Gracias a mi directora, Maite Narvarte, por ponerle al trabajo tanto esfuerzo como yo, por guiarme en cada paso del proceso, por todo lo que aprendí en estos años. Gracias por la comprensión, el afecto y la confianza. Gracias a mi co-director de beca, Oscar Iribarne, por los consejos y las ideas claras, por la revisión de manuscritos.

Gracias a Raúl Gonzáles que siempre me ayudó en la logística y a pensar y discutir ideas.

Muchas gracias a Gerardo Aguayo, Raúl Difebo, Juan Duhalde, Fernando Arroyo, Eduardo Pasos, Juan Riquelme, Federico Entraigas y José Luis Roa por acercarse a participar y compartir experiencia e información conmigo. Especialmente gracias a Gerardo Aguayo y su tripulación, que incontables veces me permitieron participar de la maniobra de pesca, que incondicionalmente trajeron muestras y compartieron conmigo su conocimiento y perspectiva.

A Verónica Williner, por recibirme en el Instituto Nacional de Limnología y por las imágenes de microscopia electrónica.

Gracias a la gente de Cota Cero, especialmente a Claudio Barbieri, Laura Varela, Jonatan Padilla y Nicolás Cetra por ayudarme en la recolección de muestras.

A mis compañeros de trabajo en el CIMAS: Matías Ocampo, Lorena Storero, Fausto Firstater, Matías Maggioni, Cecilia Salas, Alejandra Romero, Soledad Avaca, Paula Zaidman, Socorro Doldan, Andrea Roche y Alonso Medina; muchas gracias por darme una mano siempre que la necesité, por discutir ideas y aconsejarme.

Gracias al personal del CIMAS. Víctor Hernández, Graciela Vallejos, Patricia Acosta, Analía Álvarez, Jorge López, Sandro Acosta, Néstor Dieu y Tony Brochado me ayudaron a hacer andar sala de acuario, a conseguir muestras, planear estrategias y sortear burocracia. También gracias a Marcos Brochado y Lucas Raynoldi por ayudarme cuando hubo que bucear.

Especialmente gracias a Nadin, Pato, Mari, Malala, Juan, Denis, Bety, Nacho y Day que fueron mi casa lejos de casa. A Pato, Mari, Juan y Denis gracias especialmente por ir a tirar la agallera todas las veces que hizo falta, por ir a esnorkelear aunque hubiera viento sur, por todos los intentos que hicimos para conseguir animales y por compartir conmigo sus proyectos.

Finalmente, gracias a mis amigos de siempre, a mi familia y a Juani por apoyarme en todas las etapas de este proyecto.

Tabla de Contenidos

Capítulo 1: Introducción general	1
1.1 La pesca de portúnidos en el mundo.....	3
1.2 Antecedentes sobre la especie.....	4
1.2.1 Familia y género.....	4
1.2.2 Distribución	4
1.2.3 Reproducción	5
1.2.4 Dieta.....	6
1.3 Área de estudio	7
1.4 Objetivos e hipótesis.....	8
Capítulo 2: Variaciones en la dieta de <i>O. trimaculatus</i> inducidas por la estacionalidad y la actividad pesquera.....	10
2.1 Introducción	10
2.2 Materiales y Métodos	11
2.2.1 Obtención y tratamiento de las muestras	11
2.2.2 Variaciones en el nivel de repleción estomacal inducidas por la estacionalidad y la actividad pesquera	12
2.2.3 Variaciones en la composición de la dieta inducidas por la estacionalidad y la actividad pesquera.....	13
2.2.4 Experimento de evacuación	15
2.3 Resultados	16
2.3.1 Variaciones en el nivel de repleción estomacal inducidas por la estacionalidad y la actividad pesquera	16

2.3.2 Variaciones en la composición de la dieta inducida por la estacionalidad y la actividad pesquera	18
2.3.3 Experimento de evacuación	21
2.4. Discusión	22
Capítulo 3: Morfología funcional del molinillo gástrico de <i>O. trimaculatus</i>	25
3.1 Introducción	25
3.2 Materiales y Métodos	27
3.3 Resultados	27
3. 4 Discusión	33
Capítulo 4: Patrones de partición del hábitat de <i>O. trimaculatus</i>	39
4.1 Introducción	39
4.2 Materiales y Métodos	40
4.3 Resultados	44
4.4 Discusión	46
Capítulo 5: La pesquería de <i>O. trimaculatus</i> en el norte del Golfo San Matías.	49
5.1 Introducción	49
5.2 Materiales y Métodos	50
5.2.1. Regulaciones de pesca en Río Negro.....	50
5.2.2. Identificación de las limitaciones del esfuerzo pesquero.....	51
5.2.3. Cambios en la CPUE y la composición de la captura.....	54
5.2.4 Distribución batimétrica de <i>O. trimaculatus</i>	56
5.3 Resultados	57
5.3.1 Identificación de las limitaciones del esfuerzo pesquero.....	57
5.3.2 Cambios en la CPUE y la composición de la captura.....	61
5.3.3. Distribución batimétrica de <i>O. trimaculatus</i>	65
5.4 discusión	66
Capítulo 6: Distribución y disponibilidad de <i>O. trimaculatus</i> para la pesquería.....	70

6. 1 Introducción	70
6. 2 Materiales y Métodos	71
6.3 resultados	74
6.4 Discusión.....	77
Capítulo 7: Discusión general y conclusiones	82
Referencias.....	98
Apéndice A.....	111

Capítulo 1: Introducción general

Las redes tróficas continentales y marinas poseen características diferentes. Estas últimas están mucho más interconectadas y los enlaces tróficos entre las especies que las componen suelen ser más débiles debido a la predominancia de especies generalistas (Link, 2002). En los ambientes marinos una misma especie puede funcionar a lo largo de su vida hasta en cuatro eslabones diferentes de una red debido al cambio de tamaño durante la ontogenia que alcanza los 3 o 4 órdenes de magnitud, sólo comparable con árboles y grandes mamíferos, entre los organismos terrestres (Cohen et al., 1993). Además, las cadenas tróficas que conforman las redes tróficas marinas son más largas (Cohen, 1994) y el canibalismo, la omnivoría y las vías cíclicas son características prominentes de estas redes tróficas (Link et al., 2005).

Las primeras hipótesis acerca del funcionamiento de las redes tróficas sostenían que los productores serían los principales moduladores de las abundancias poblacionales (*control bottom-up*; Estes et al., 2001). Sin embargo, numerosos estudios muestran que los depredadores afectan la abundancia, distribución y estructura poblacional de sus presas y de otras especies (*control top-down* Estes et al., 2001). La relevancia de una especie en la dinámica de una red trófica, probablemente sea independiente de su nivel trófico. Más bien, se ha observado que son las interacciones fuertes (gran probabilidad de consumo de una especie por parte de otra; McCann et al., 1998) las que suelen tener una importancia primordial en este sentido (Sala y Sugihara, 2005). Sin embargo, en redes tróficas en las que no hay un actor especialmente fuerte, los actores débiles pueden tener efectos relevantes, y su remoción puede provocar la inestabilidad de la red (McCann et al., 1998; Kokkoris et al., 2002). Cómo distinguir a estos actores débiles con efectos desestabilizantes es una pregunta que aún no tiene respuesta, y la remoción de especies aparentemente insignificantes es por lo menos riesgosa (Sala y Sugihara,

2005). La evaluación de las redes tróficas provee información indispensable para conocer la estructura de una comunidad (e.g. Schmitz et al., 1997; Raimondi et al., 2000), además de establecer el marco para integrar las dinámicas poblacionales, las relaciones interespecíficas, la estabilidad, la biodiversidad y la productividad de un ecosistema y aportar un contexto a las estrategias de manejo de especies explotadas (Link et al., 2005).

Tradicionalmente, el manejo de especies marinas tuvo un enfoque mono específico, con el objetivo único de maximizar la captura de una sola especie blanco, normalmente ignorando su hábitat, sus depredadores y sus presas, así como otras interacciones propias del ecosistema (Pikitch et al., 2004). Esta estrategia generalmente ha fracasado, llevando al sistema pesquero mundial a una fuerte crisis en la década de 1990, en la que aunque el esfuerzo pesquero ejercido fue el más alto registrado en la historia la tendencia en la capturas era descendiente (Pauly et al., 2002). Para superar esta crisis, comenzó a construirse el concepto de enfoque ecosistémico del manejo pesquero, que tiene como objetivo preservar las funciones del ecosistema y el bienestar socioeconómico de los actores que lo explotan (Essington y Punt, 2011). Los objetivos básicos del enfoque ecosistémico son identificar (y alcanzar) niveles de mortalidad de la especie blanco que permitan una captura por debajo del máximo sostenible, disminuir o erradicar la captura incidental y evitar la modificación del hábitat (Hilborn, 2011). Los objetivos extendidos del enfoque ecosistémico son: integrar el hábitat y las relaciones tróficas de distintas especies en modelos ecosistémicos, y el manejo espacial del ecosistema (Hilborn, 2011).

Es así que las relaciones tróficas y estrategias de alimentación (adaptaciones comportamentales relacionadas a la obtención de alimento) de las especies blanco de una pesquería son un aspecto de especial interés ya que los modelos de redes tróficas pueden usarse para determinar y evaluar las fuentes de variabilidad de la mortalidad y producción de poblaciones explotadas (Gaichas et al., 2010), lo que a su vez puede usarse como información clave para mejorar su gestión (Link et al., 2011). Sin embargo, una limitación común para la aplicación de este tipo de estrategias de manejo ecosistémico de las pesquerías, suele ser la falta de

información sobre la dieta de las especies, necesaria para generar modelos de redes tróficas (Essington y Punt, 2011).

El cangrejo *Ovalipes trimaculatus* es un portúnido abundante en el Mar Argentino, desde las zonas costeras hasta profundidades de 65 m (Retamal, 1981; Boschi, 1992). Esta especie es capturada en la provincia de Buenos Aires y en los golfos San Matías y Nuevo. Mientras que en Buenos Aires se extrae como fauna acompañante de camarón, langostino y peces de fondo (Boschi, 1997), en el Golfo San Matías se ha desarrollado una pequeña pesquería por medio de buceo, con esta especie como objetivo principal (Narvarte y Osovnikar, 2008). Al ser blanco de una pesquería, las relaciones tróficas de *O. trimaculatus* son un aspecto de su biología de especial interés, sobre todo teniendo en cuenta que en otros ecosistemas, los portúnidos han sido identificados como especies clave (Silliman y Bertness, 2002), desempeñándose como predadores activos, con gran influencia en las tramas tróficas en las que participan (Hines et al., 1990; Clark et al., 1999).

A pesar de su conspicua presencia en áreas costeras norpatagónicas, su rol ecológico en la formación y mantenimiento de la composición comunitaria y la dinámica del ecosistema, aún no han sido estudiados en nuestro país. Las escasas publicaciones refieren a su distribución a lo largo de la costa argentina (Fenucci y Boschi, 1975; Boschi 1992, 1997; Vinuesa, 2005), a aspectos puntuales de su biología a partir de observaciones en poblaciones bonaerenses y norpatagónicas (Fenucci y Boschi, 1975; Dellatorre et al., 2014; Vallina et al., 2014), a aspectos de su desarrollo embrionario (Martelli et al., 2016) y a resultados preliminares de pesca experimental en un sector norpatagónico (Narvarte et al., 2007; Narvarte y Osovnikar, 2008). Paralelamente, se están desarrollando tecnologías para convertir la carne de esta especie en un producto industrial (Dima et al., 2016), por lo que su relevancia socio económica está en aumento.

1.1 LA PESCA DE PORTÚNIDOS EN EL MUNDO

Los crustáceos constituyen no sólo una fuente importante de proteína de origen marino para consumo humano, sino también una importante fuente de ingresos para las personas involucradas en su cadena de valor, proporcionando una

contribución significativa a la seguridad alimentaria (Bondad-Reantaso et al., 2012). Entre ellos, la captura de portúnidos representa el 15% de la captura mundial de crustáceos (calculada a partir de datos de la FAO, 2017). La pesca de cangrejos portúnidos es una actividad en crecimiento: en las últimas dos décadas las capturas aumentaron un 54% alcanzando así las 900.000 t en 2015 (FAO, 2017). El crecimiento de la producción se debe principalmente al aumento de las capturas en Asia que aporta el 89% de las mismas, mientras que el continente americano se encuentra en segundo lugar, con un aporte del 10% (FAO, 2017). Estas especies son explotadas de forma industrial o artesanal, en pesquerías comerciales o recreativas (e.g. Guillory et al., 2001; Fischer y Wolff, 2006). Las artes de pesca varían en cada caso, utilizándose trampas, redes fijas de enmalle o redes de arrastre como artes de pesca específicos.

1.2 ANTECEDENTES SOBRE LA ESPECIE

1.2.1 Familia y género

El género *Ovalipes* pertenece a la familia Portunidae (WoRMS, 2018) conformada por aquellos cangrejos con el caparazón más ancho que largo, aplanado, con espinas laterales y frente horizontal dentado, las órbitas completas y el pliegue antenal oblicuo o transversal (Fenucci y Boschi, 1975). En algunos portúnidos, como en *O. trimaculatus*, el último par de patas lleva el dactilopodito aplanado. Esto les permite enterrarse en fondos blandos y desplazarse más eficientemente en el agua.

1.2.2 Distribución

O. trimaculatus es una especie cosmopolita que se encuentra en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. En el Océano Pacífico habita desde Bahía Independencia en Perú, hasta el Canal de Trinidad en Chile (Retamal, 1981) y en el Archipiélago de Juan Fernández (Arana, 2000). En el Océano Atlántico Oeste, desde las costas de San Pablo, Brasil (Melo, 2010), hasta el Golfo San Jorge en Argentina (Vinuesa, 2005) (Figura 1.1, A). No existe registro de la especie en aguas santacruceñas, en el Estrecho de Magallanes y en la zona sur de Chile (Vinuesa, 2005). Generalmente se lo encuentra desde los 3 hasta los 65 m de profundidad (Retamal, 1981; Boschi,

1992) aunque en el Archipiélago de Juan Fernández, sólo existen registros para esta especie a 100 m de profundidad (Arana, 2000; Retamal y Arana, 2000). En el Océano Índico y Atlántico Este, se encuentra sobre las costas de Sudáfrica (WoRMS, 2018).

1.2.3 Reproducción

En la población de Mar del Plata, la talla de madurez de las hembras de *O. trimaculatus* es de 54 mm de ancho del caparazón y la de los machos 52 mm (Vallina et al., 2014). No hay información sobre su longevidad, pero otras especies del género pueden vivir hasta tres años en ambientes frío-templados (Osborne, 1987). En el Golfo San Matías, las hembras ovígeras se encuentran entre septiembre y febrero (Obs. Pers.) y los primeros estadios larvales pelágicos (zoeas) se encuentran durante la primavera y el verano (Dellatorre et al., 2014). El paso de zoea a megalopa (el primer estadio bentónico) toma 67 días a temperaturas comparables a las del Golfo San Matías (Schoeman y Cockcroft, 1996). En la Patagonia Argentina no se han hallado aún megalopas de la especie, aunque han sido buscadas en el Golfo Nuevo (Dellatorre et al., 2014), no así en el Golfo San Matías.

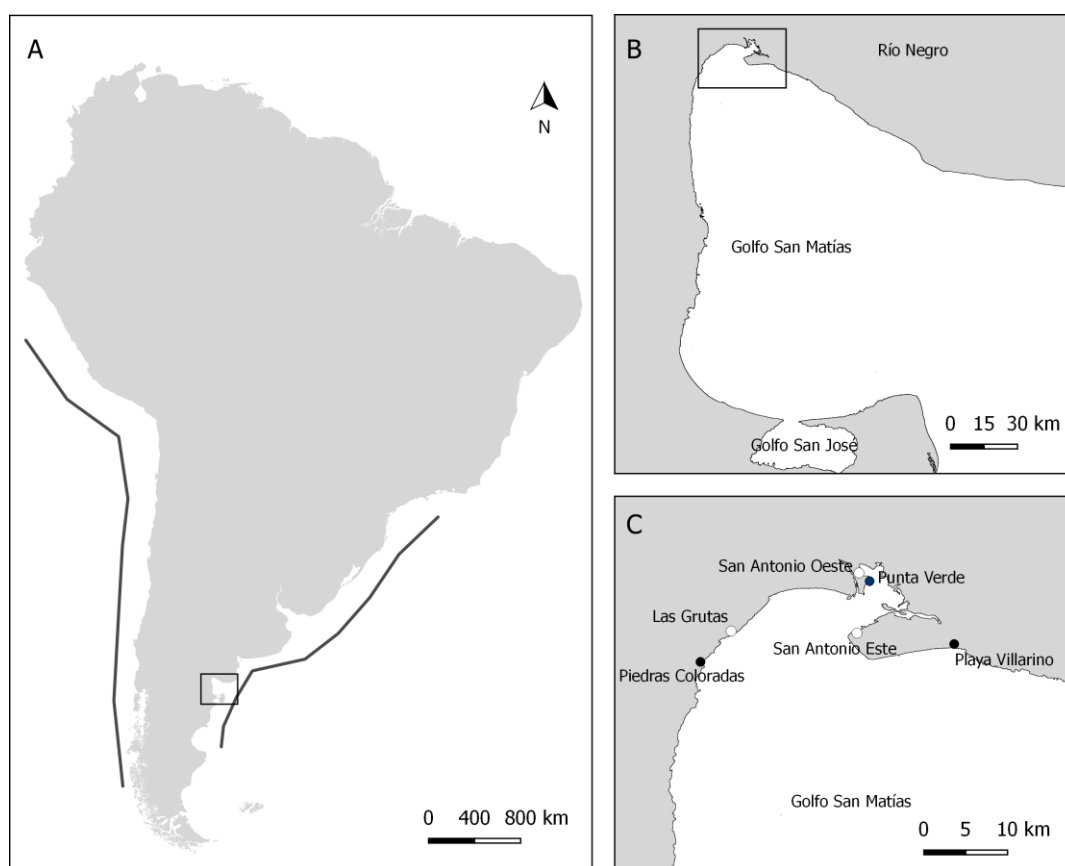


Figura 1.1: A. Distribución de *O. trimaculatus* en América del Sur, el recuadro indica B, Golfo San Matías. C. Área de estudio. Círculos blancos indican los principales centros urbanos, círculos negros indican puntos de desembarco de pesca artesanal.

1.2.4 Dieta

Las especies del género *Ovalipes* suelen ser depredadores voraces, oportunistas y generalistas (Fenucci y Boschi, 1975; McLachlan et al., 1979; Du Preez, 1984; Takahashi y Kawaguchi, 2001). A partir de estudios de contenidos estomacales de la población de *O. trimaculatus* de Mar del Plata se han hallado principalmente restos de crustáceos como camarones, langostinos, varias especies de cangrejos, anfípodos e isópodos. En menor proporción, se hallaron poliquetos, restos de Rhodophyta, peces y calamares pero no hallaron restos de otros moluscos (Fenucci y Boschi, 1975). Se observó en otras especies del género que la alimentación ocurre principalmente de noche, momento en el que presentan mayor actividad general (Takahashi y Kawaguchi, 2001). McLachlan et al. (1979) registraron la presencia de *O. trimaculatus* en el intermareal durante las primeras horas de la mañana lo que sugeriría que, como otras especies del género *Ovalipes*, también seguiría los

movimientos de marea para alimentarse (McLachlan et al., 1979; Takahashi y Kawaguchi, 2001). Los autores explican que estos movimientos arriba y abajo del intermareal, siguiendo el ciclo de marea, podrían ser ventajosos para mantenerse en óptimas condiciones de alimentación y a la vez, fuera del alcance de predadores.

1.3 ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo San Matías ($40^{\circ} 50' - 42^{\circ} 15' S$, $63^{\circ} 5' - 65^{\circ} 10' O$; Figura 1.1, B-C) es una cuenca semi-cerrada, parcialmente comunicada con el mar abierto a través de una apertura somera (Rivas y Beier, 1990). Durante los meses cálidos se produce en el Golfo un gran frente termohalino que lo divide en dos masas de agua con características diferentes: el sector norte, que presenta aguas más cálidas y de mayor salinidad; y el sector sur, de aguas más frías y menos salinas, fuertemente influidas por aguas de la plataforma (Piola y Scasso, 1988; Gagliardini y Rivas, 2004; Williams et al., 2013).

En la zona norte del Golfo San Matías hay tres asentamientos urbanos principales (Figura 1.1, C). La ciudad de San Antonio Oeste (16.265 habitantes, censo 2010) en el noroeste, sobre la Bahía San Antonio, posee un muelle precario para el amarre de buques pesqueros de poco calado. San Antonio Este (381 habitantes, censo 2010), también sobre la bahía, posee un puerto de aguas profundas e intensa actividad exportadora. Por último, Las Grutas (4.807 habitantes, censo 2010), es una villa balnearia con intensa actividad turística durante el verano. Los pescadores artesanales del norte del Golfo San Matías, sin embargo, no usan los puertos mencionados, sino tres bajadas al mar desde la costa, sin infraestructura específica: Punta Verde, Playa Villarino y Piedras Coloradas (Figura 1.1, C). Punta Verde se encuentra dentro de la Ciudad de San Antonio Oeste, sobre el sector sur de la Bahía. Playa Villarino es una playa arenosa al este de la Bahía, a aproximadamente 10 km del puerto de San Antonio Este. Finalmente, Piedras Coloradas es una playa arenosa, con importantes formaciones rocosas al sur de Las Grutas, sobre la costa oeste del Golfo. En todos estos puntos de desembarque, los pescadores estacionan tractores o vehículos similares con los que luego bajan sus embarcaciones al agua y de la misma forma las retiran, sin la utilización de rampas u otras estructuras.

Los fondos de la región norte del Golfo San Matías son principalmente arenosos. Los bancos arenosos se acumulan sobre terrazas escalonadas de sedimentita, que constituyen su basamento rocoso. En algunos sectores, donde la cobertura de sedimentos es nula, afloran formaciones rocosas más antiguas (Schnack et al., 1996).

1.4 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Mediante este trabajo de tesis se espera realizar el primer aporte al conocimiento del rol ecológico de *O. trimaculatus* en el norte del Golfo San Matías. En esta área, la especie toma particular relevancia económica y social por sostener una pesquería artesanal desde hace más de una década. Asimismo, éste es el primer trabajo que evalúa las características de dicha pesquería y su evolución desde el inicio de la actividad.

Como objetivo general de la tesis se plantea evaluar la estrategia de alimentación del cangrejo *O. trimaculatus* en el norte del Golfo San Matías, bajo la hipótesis general de que la estrategia de alimentación de *O. trimaculatus* incide en su distribución y afecta su disponibilidad para la pesquería.

Para lograr este objetivo general, en los capítulos 2 al 6 se abordarán los siguientes objetivos e hipótesis particulares:

Capítulo 2: En este capítulo se realiza una primera aproximación a la dieta de *O. trimaculatus* en el Golfo San Matías a través del estudio de contenidos estomacales, bajo la hipótesis de que existen cambios estacionales en la dieta de *O. trimaculatus*, así como un efecto de la oferta de cebo (utilizado para su captura) sobre la dieta natural. Además, se evalúa el proceso de evacuación con un experimento en acuario bajo la hipótesis de que la evacuación gástrica sucede a mayor velocidad durante el verano, debido a las mayores temperaturas con una consecuente menor absorción.

Capítulo 3: El objetivo de este capítulo es describir el molinillo gástrico de *O. trimaculatus*, y se evalúa la hipótesis de que éste posee características morfológicas que reflejan el tipo de dieta de la especie.

Capítulo 4: Se identifican las áreas de alimentación de *O. trimaculatus* en el norte del Golfo de San Matías a través del análisis de isótopos estables de C y N de *O.*

trimaculatus y sus presas posibles. La hipótesis que se plantea es que *O. trimaculatus* se refugia en los sustratos arenosos en los que se lo encuentra durante las horas de luz, pero se alimenta principalmente en los bancos de bivalvos que se distribuyen sobre parches rocosos del lecho marino.

Capítulo 5: Se identifican los elementos que limitan el esfuerzo pesquero mediante el estudio de la operación de pesca y de la toma de decisiones de los pescadores. La hipótesis de trabajo es que la pesquería de *O. trimaculatus*, de acceso abierto, se sostiene desde su inicio debido al bajo nivel de esfuerzo pesquero que ejerce (y puede ejercer) la flota artesanal. Para evaluar esta hipótesis se estudian los niveles de captura y su composición, la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) y la distribución batimétrica de la población de *O. trimaculatus*.

Capítulo 6: El objetivo de este capítulo es generar un modelo predictivo de la distribución de *O. trimaculatus* bajo la hipótesis de que su distribución depende de variables ambientales (profundidad y tipo de sustrato) y biológicas (disponibilidad de presas). Se compara el modelo de distribución con las áreas de pesca de la especie para analizar las potencialidades de la actividad.

Cada una de estas hipótesis será detalladamente puesta a prueba, con su respectivo marco teórico y predicciones, en los diferentes capítulos. En el Capítulo 7 se desarrolla una discusión y conclusiones generales del trabajo.

Capítulo 2: Variaciones en la dieta de *O. trimaculatus* inducidas por la estacionalidad y la actividad pesquera.

2.1 INTRODUCCIÓN

El manejo ecosistémico de las pesquerías marinas requiere de la comprensión ecológica de las especies explotadas y sus comunidades. Las relaciones tróficas, en particular, son las que determinan, en última instancia, el destino y el flujo de energía de las poblaciones en los ecosistemas (May, 1973; Pimm, 1982). Es así que uno de los enfoques del manejo ecosistémico de las pesquerías más extendido es el uso de modelos de redes tróficas. Dichos modelos pueden aplicarse en la mejora de la gestión de las poblaciones explotadas ya que permiten evaluar fuentes de variabilidad de la mortalidad y la producción que no suelen incorporarse en los enfoques monoespecíficos de manejo (Gaichas et al., 2010; Link et al., 2011). Sin embargo, la falta de datos ecológicos, como la composición de la dieta de las poblaciones, es una limitación común que ha obstaculizado la implementación de los enfoques ecosistémicos en el manejo de las pesquerías (Essington y Punt, 2011).

En el GSM la población del cangrejo nadador *Ovalipes trimaculatus* y sus interacciones tróficas tienen especial interés debido a su explotación comercial. Para pescar los individuos de esta especie se echan fuera de borda alrededor de 300 kg de restos de merluza por viaje a modo de cebo para atraer a los cangrejos (Ver capítulo 5). Esta introducción de materia orgánica al ecosistema suma, en promedio, unas 54 t al año lo que equivale al 3% de los descartes por *by-catch* de la flota industrial de merluza, la más importante del GSM. Esta proporción parece alta teniendo en cuenta la diferencia en la escala de las dos flotas (la flota de merluza captura 2275 t. año⁻¹ mientras que la de cangrejo captura 74 t. año⁻¹). En otras pesquerías de crustáceos la introducción de cebo para capturar la especie de interés ha terminado subsidiando a la población (e.g. Saila et al., 2002; Waddington y Meeuwig, 2009), y en algunos casos la biomasa de cebo que se introduce duplica la

de la captura (Harnish y Willison, 2009). Por esta razón resulta relevante estudiar si existen cambios importantes en la composición de la dieta a partir de la introducción de cebo.

La mayoría de los decápodos, en su estado adulto son considerados omnívoros generalistas (Kennish et al., 1996; Kennish y Williams, 1997). Sin embargo, los portúnidos son una familia de cangrejos típicamente adaptados a la dieta carnívora (e.g. Williams, 1981; Laughlin, 1982; Cannicci et al., 1996). Estudios previos mostraron que *O. trimaculatus*, en la zona costera de Mar del Plata, consume una gran variedad de invertebrados marinos, y en menor medida, peces teleósteos (Fenucci y Boschi, 1975). El objetivo de este capítulo es analizar la dieta de *O. trimaculatus*, sus cambios estacionales y el efecto sobre la misma de la actividad pesquera, a través de la introducción de cebo. Las hipótesis de trabajo son: a) que existen variaciones estacionales en la dieta de *O. trimaculatus*, b) que existe un efecto de la oferta de cebo sobre la dieta natural, c) que *O. trimaculatus* evacua la mayor parte del alimento ingerido en menos de 24 horas, siendo este proceso más rápido a temperaturas de verano que a temperaturas de invierno. En cuanto a la dieta natural, se espera observar cambios estacionales en la composición de los contenidos estomacales, y para los animales expuestos al cebo, se espera que el material del cebo predomine por sobre la dieta natural y también que el nivel de repleción observado en estos estómagos sea más alto que en aquéllos que no tuvieron exposición al cebo. Para el proceso de evacuación, se espera que el peso seco acumulado de las fecas llegue a una asíntota antes de las 24h desde la alimentación, y que el valor de la asíntota sea menor al 50% del peso seco del alimento consumido (lo que revelaría una alta absorción).

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Obtención y tratamiento de las muestras

Los cangrejos fueron colectados mensualmente desde agosto de 2013 hasta septiembre de 2014 por buceo a una profundidad de 9 - 24 m al noroeste del GSM (Figura 2.1). Una parte de los animales fue recolectada durante la maniobra de pesca comercial, y por lo tanto estuvieron expuestos al cebo ofrecido por los pescadores

(desperdicios de merluza) durante 24h aproximadamente. En un segundo tipo de muestreo, se obtuvieron animales por buceo sin utilizar cebo en zonas en las que no se pesca cangrejos normalmente. Los animales fueron clasificados según su exposición al cebo (cebados/no cebados) y a la estación en la que fueron colectados (fría/cálida). Los meses de abril a septiembre se consideraron de la estación fría ($11 \pm 3^\circ \text{C}$ a 20 m de profundidad) y los demás meses de la estación cálida ($16 \pm 4^\circ \text{C}$; fuente: Registro de Temperaturas del Programa de Monitoreo de Calidad Ambiental de las Zonas de Producción de la Prov. de Río Negro).

Los cangrejos fueron refrigerados y llevados al laboratorio donde fueron pesados y medidos (ancho de caparazón y largo de la quela derecha). La etapa del ciclo de muda fue registrada según Alvarez et al. (2009).

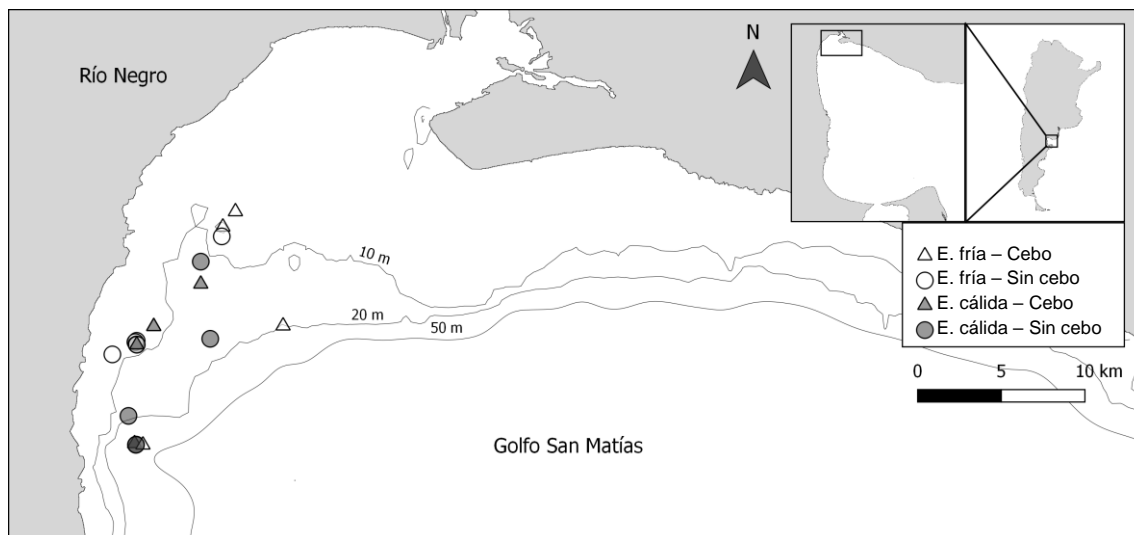


Figura 2.1: Mapa del norte del Golfo San Matías con puntos de muestreo. Triángulos indican sitios de muestreo con cebo y círculos sitios de muestreo sin cebo. Símbolos de color blanco indican que las muestras fueron tomadas en la estación (E.) fría, y de color gris que fueron tomadas en la estación cálida.

2.2.2 Variaciones en el nivel de repleción estomacal inducidas por la estacionalidad y la actividad pesquera.

El estómago cardíaco de cada cangrejo fue diseccionado y pesado, y a cada uno se lo clasificó visualmente según su porcentaje de repleción (Williams, 1981) usando las siguientes categorías (Figura 2.2):

- 0-10%: Estómago vacío o prácticamente vacío

- 25-50%: Estómago con hasta 50% de repleción
- 75-100%: Estómago con más del 50% de repleción

Con una prueba de χ^2 de independencia se comparó la frecuencia de las categorías de repleción con respecto a la exposición al cebo y las estaciones. A través de los residuos de Pearson se evaluó qué niveles de los tratamientos se desviaban más de los valores esperados por azar.

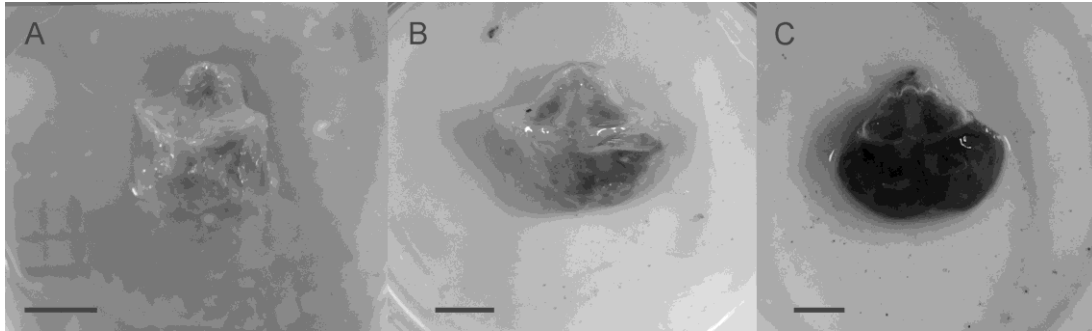


Figura 2.2: Estómagos en distintos niveles de repleción. A. “0-10%”. B. “25-50%”. C. “75-100%”. Escala 10 mm

2.2.3 Variaciones en la composición de la dieta inducidas por la estacionalidad y la actividad pesquera.

El contenido estomacal se almacenó en etanol al 70% hasta ser analizado bajo lupa (aumento de 30X). Debido a que los ítems encontrados en los estómagos han sido procesados por los apéndices y el molinillo gástrico, generalmente están muy rotos, haciendo imposible su identificación precisa en la mayoría de los casos. Por esta razón se decidió clasificar los ítems en 12 grandes grupos con alta certeza (se indican en la Figura 2.6 en resultados). Los grupos encontrados en cada estómago fueron pesados al mg por separado y se calculó el peso relativo (%P) de cada uno en cada nivel de cebo × estación, como:

$$\%P_i = \frac{\sum_{e=1}^E p_{ie}}{P} 100$$

donde p_{ie} es el peso de los ítems de la categoría i hallados en el estómago e , E es el número de estómagos no vacíos (en una determinada estación y exposición a cebo) y P es el peso de la suma de los contenidos de dichos estómagos. Para cada %P se calcularon intervalos de confianza no paramétricos de 95% mediante remuestreo

(bootstrap, Efron, 1992) con 1000 iteraciones con reemplazo. También se calculó, para cada categoría de presas y cada nivel de cebo × estación, un índice de ocurrencia relativa (%O) como:

$$\%O_i = \frac{\sum_{e=1}^E e_i}{E} 100$$

donde $e_i = 1$ si el estómago e presenta la categoría i , o $e_i = 0$ si no la presenta, y E es el número total de estómagos no vacíos en un nivel de cebo × estación.

Por último, se realizó una comparación multivariada de la composición de la dieta de *O. trimaculatus* entre estaciones y niveles de exposición al cebo. Para ello se estandarizó el peso de cada categoría de alimento al nivel de repleción estomacal en peso, y al peso del animal en el que se encontraba:

$$I_{ie} = p_{ie} \times \frac{P_e}{PC_e - P_e}$$

donde I_{ie} es el peso estandarizado de la categoría i en el estómago e , p_{ie} es el peso del ítem i en el estómago e , P_e es el peso del estómago e y su contenido, y PC_e es el peso total del cangrejo que posee el estómago e . Este índice es una variación del método de puntos propuesto por Wear y Haddon (1987), en la que en lugar de trabajar con volúmenes, se trabajó con pesos (Griffiths et al., 2009). De esta manera la contribución en biomasa a la dieta se pudo estimar con mayor precisión. Utilizando los datos de estómagos no vacíos, a partir de estos índices se construyó una matriz de similitud usando la distancia de Bray-Curtis sobre la que se realizó un análisis de la varianza multivariado basado en 5000 permutaciones (PERMANOVA; Anderson, 2001) de dos factores cruzados: estación y nivel de exposición al cebo. PERMANOVA es confiable únicamente en diseños balanceados o con varianzas multivariadas homogéneas (Anderson y Walsh, 2013) por lo que se decidió submuestrear para obtener un diseño balanceado (N=128). Se puso a prueba la hipótesis nula de no-diferencias entre la composición de la dieta de *O. trimaculatus* entre estaciones y entre niveles de exposición al cebo. Un análisis canónico de coordenadas principales (CAP; Anderson y Willis, 2003) fue utilizado como método restringido de ordenamiento para visualizar los patrones multivariados.

2.2.4 Experimento de evacuación

Se capturaron 15 cangrejos machos y se mantuvieron en acuarios individuales con agua filtrada de mar y fotoperiodo de 12h luz. Siete animales fueron aclimatados y mantenidos a 17 ± 1 °C (peso: 323 ± 124 g) y los otros 8 a 12 ± 1 °C (peso: 475 ± 132 g). Estas temperaturas son comparables con las halladas a 20 m en el Golfo San Matías en verano e invierno (temperatura promedio junio: 11 °C, en diciembre: 17 °C; fuente: Registro de Temperaturas del Programa de Monitoreo de Calidad Ambiental de las Zonas de Producción de la Prov. de Río Negro). A fin de tener una base común de alimentación todos los animales fueron alimentados luego de 24h de aclimatación. Para el comienzo del experimento se los hambreó una semana luego de la cual se les otorgó a cada uno una porción de músculo de merluza de 15 ± 5 g. Se consideró esta cantidad como en exceso y de hecho en todos los casos hubo restos. Luego de una hora de exposición los restos de merluza se retiraron con una bomba manual de agua y se recolectaron utilizando papel de filtro de peso conocido. Los filtros fueron luego secados en estufa a 70 °C hasta alcanzar un peso constante.

Al cabo de 6 horas se recolectaron las heces de los acuarios en filtros de papel de peso conocido a través de una bomba manual. Los filtros fueron luego secados en estufa como se mencionó anteriormente. Este procedimiento se repitió cada 6 horas durante 140 horas. El peso seco del alimento que no fue consumido y de las heces en cada intervalo de tiempo se calculó a partir de las diferencias de peso de los filtros.

Paralelamente, se tomó el peso fresco de trozos de merluza. Los trozos de merluza fueron llevados a peso seco en estufa y a través de una regresión lineal se calculó el peso seco del alimento ofrecido a los animales. Con esta información, se calculó a través de una regresión lineal el peso seco del alimento ofrecido. Al restar el peso seco del alimento sobrante al del alimento ofrecido se pudo averiguar el peso seco del alimento consumido.

El efecto de la temperatura y del tiempo desde la alimentación sobre la evacuación se evaluó a través de una ecuación de estimación generalizada (GEE por su sigla en inglés), que permite analizar datos dependientes (Zuur, 2009). Como variable respuesta se utilizó el peso seco de las heces, relativo al peso seco consumido, acumulado en el tiempo (PSacum); y como variables explicativas, la temperatura

(factor con dos niveles) y las horas desde la alimentación, en un término lineal y otro cuadrático, para contemplar cambios en la tasa de evacuación. Se utilizó una matriz de correlación de tipo autoregresiva pues, al ser un diseño de medidas repetidas, la correlación entre las observaciones de un mismo individuo puede modelarse como una función del tiempo entre dichas observaciones (Zuur, 2009). Se aplicó una transformación logística a la variable respuesta para alcanzar el supuesto de normalidad.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Variaciones en el nivel de repleción estomacal inducidas por la estacionalidad y la actividad pesquera

Se capturaron 725 cangrejos de entre 51 y 127 mm de ancho de caparazón (Figura 2.3). El nivel de repleción de los estómagos resultó dependiente de los niveles de exposición al cebo y de las estaciones (Prueba de Chi-cuadrado $\chi^2 = 35,7$; g.l. = 6; $P < 0,001$). En todos los casos los estómagos de menor repleción resultaron los más abundantes (Figura 2.4). De los 725 cangrejos analizados 294 no presentaron contenido estomacal alguno (41%). Además, durante la estación cálida y en ausencia de cebo, la proporción de estómagos con menor repleción resultó mayor que la esperada por azar (Pearson > 2), mientras que la proporción de estómagos con mayor repleción fue menor que la esperada por azar (Pearson < -2 ; Figura 2.5).

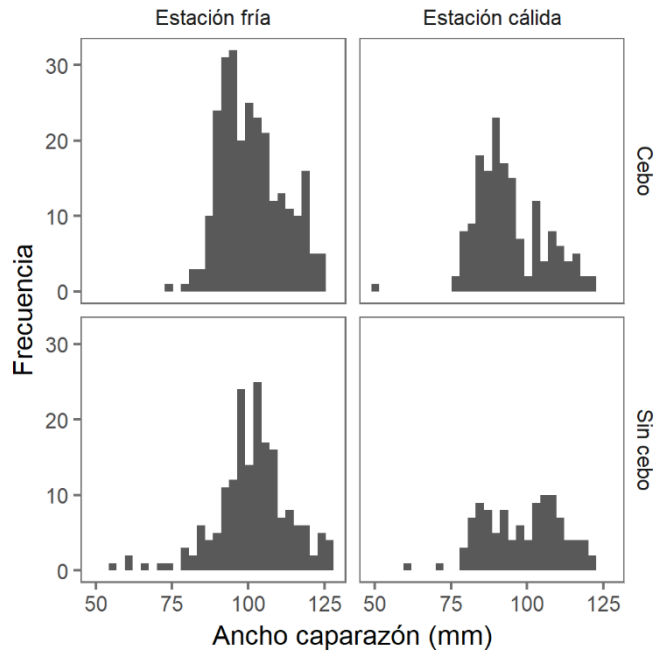


Figura 2.3: Histograma de tallas de los cangrejos expuestos y no expuestos al cebo, en las estaciones fría y cálida.

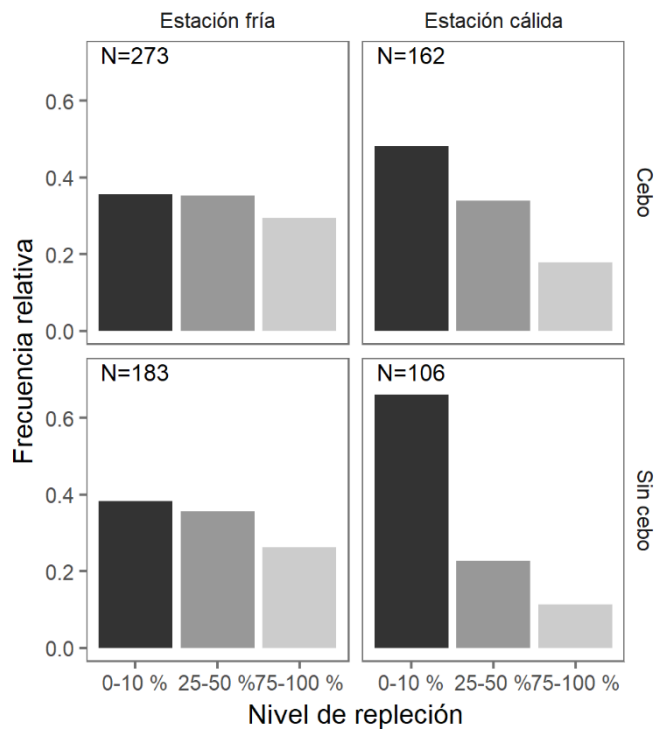


Figura 2.4: Frecuencia relativa de estómagos con distintos niveles de repleción en cangrejos expuestos y no al cebo, durante las estaciones fría y cálida.

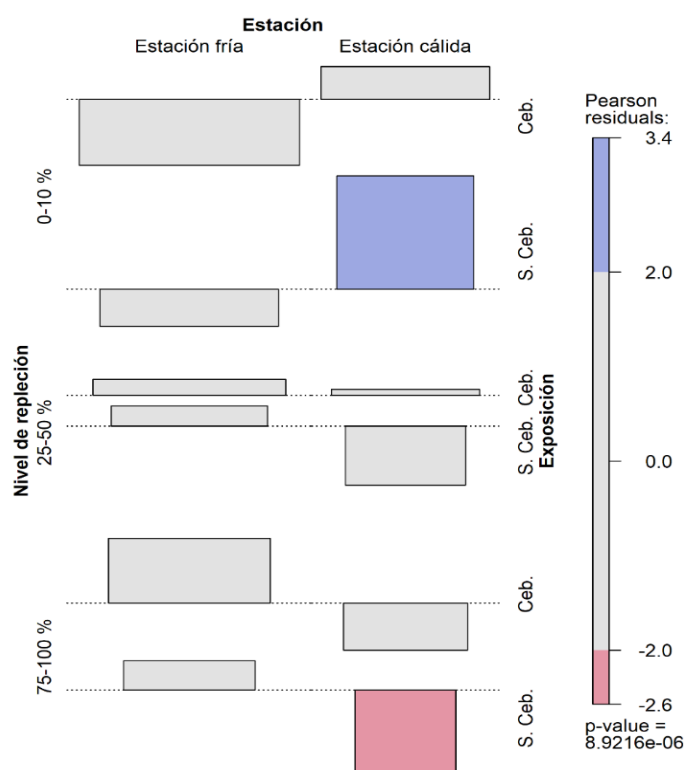


Figura 2.5: Gráfico de asociación para identificar independencia entre la frecuencia de estómagos con diferentes niveles de repleción, en las estaciones fría y cálida y con y sin exposición al cebo. Durante la estación cálida, en ausencia de cebo (S. Ceb.) hay más estómagos en repleción “0-10%” que los esperados por independencia (azar), y menos estómagos en “75-100%” que los esperados por independencia (azar).

2.3.2 Variaciones en la composición de la dieta inducida por la estacionalidad y la actividad pesquera

La dieta de *O. trimaculatus* resultó principalmente carnívora. Algas y sedimentos contribuyeron solamente con ~2,5% del peso relativo de los ítems hallados en el total de los estómagos, por lo que fueron considerados incidentales.

En ausencia de cebo la dieta es variada, compuesta principalmente de pequeños invertebrados (Figura 2.6 y 2.7). En términos de peso relativo, en la estación fría predominan los crustáceos, mientras que en la estación cálida predominan los pequeños teleósteos y los bivalvos (Figura 2.6). Los índices de ocurrencia relativa siguen aproximadamente la misma tendencia que los de peso relativo. Se observa, sin embargo, que algunas categorías pueden estar sub-representadas por su aporte en peso, como por ejemplo los bivalvos, que se encuentran en una gran proporción de estómagos durante la estación fría, aunque su contribución en peso sea menor. Llamativamente, durante la estación cálida, sin cebo, la ocurrencia de sedimentos supera el 25%.

El contenido estomacal de los cangrejos expuestos al cebo, independientemente de la estación, consistió principalmente de restos de teleósteos, indicando que aprovechan fuertemente el cebo para alimentarse.

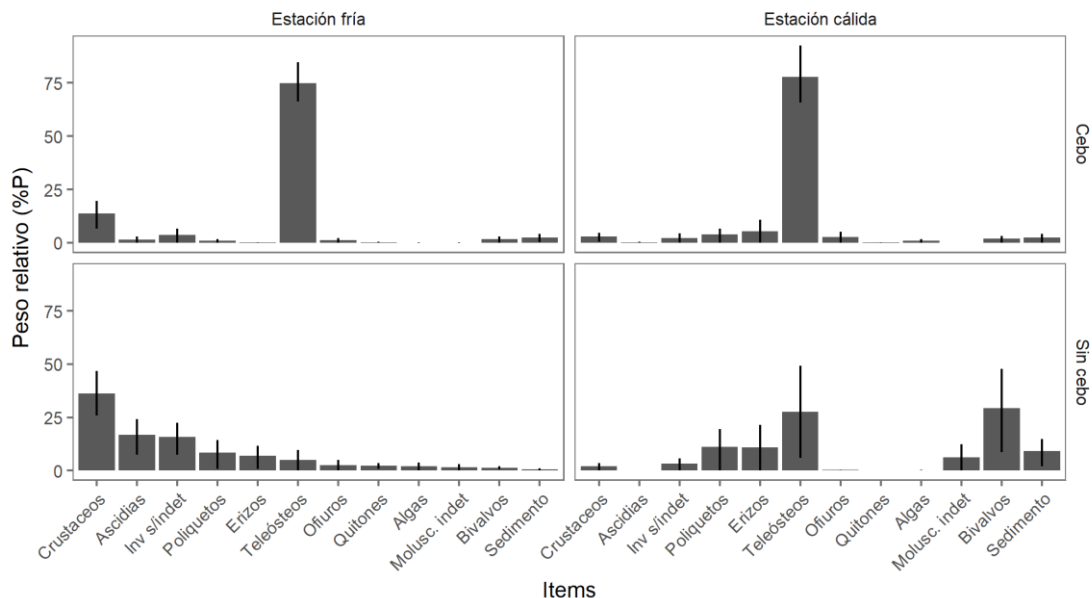


Figura 2.6: Peso relativo de las distintas categorías de ítems en la dieta de *O. trimaculatus* expuestos o no al cebo, durante las distintas estaciones.

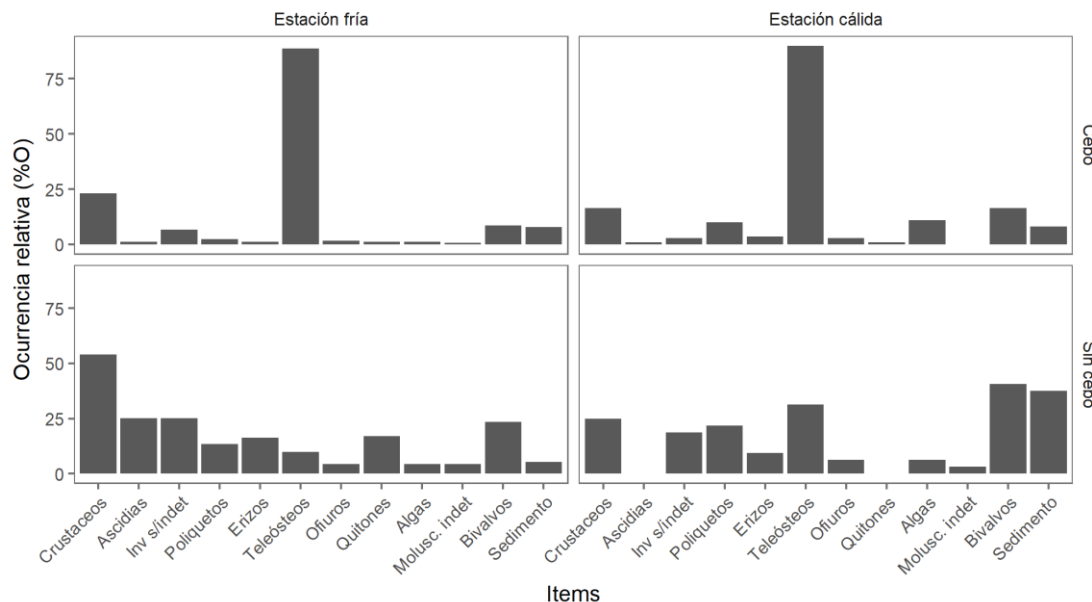


Figura 2.7: Ocurrencia relativa de las distintas categorías de ítems en la dieta de *O. trimaculatus* expuestos y no expuestos al cebo, en las distintas estaciones.

La composición de la dieta de *O. trimaculatus* fue afectada por la estación del año, la exposición al cebo y por la interacción entre estos factores (Tabla 2.1). A través del análisis CAP se puede ahondar en estos resultados. Se observa que en ausencia de cebo, la dieta de *O. trimaculatus*, es bastante diferente entre estaciones (Figura 2.8). Para los animales no expuestos a cebo, se hizo evidente un gradiente de asociación a diferentes presas, estando los animales de la estación fría mayormente asociados a los crustáceos, mientras que los de estación cálida están más asociados a la presencia de bivalvos, tal como se observó a través de los índices de peso relativo. Las muestras de la estación cálida, no expuestas al cebo presentaron gran variabilidad, con un grupo de individuos asociados a la presencia de bivalvos, y otro grupo más asociado a los teleósteos, y por lo tanto, más similares a los animales expuestos al cebo (Figura 2.8). Por otra parte, los animales expuestos al cebo presentaron una dieta con menor variabilidad, como lo evidencian las elipses de confianza 95% de los animales expuestos al cebo de una y otra estación, que se superponen en gran parte y ocupan un área menor que las elipses de los animales no expuestos (Figura 2.8). Ambos se ven muy asociados a la presencia de teleósteos, como se esperaba por ser el principal componente del cebo.

Tabla 2.1: Resultados del PERMANOVA de dos factores: diferencias estacionales y exposición al cebo sobre la dieta de *O. trimaculatus*. Análisis basado en distancias de Bray-Curtis sobre datos no transformados de 12 variables (categorías halladas en la dieta).

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	<i>F</i>	<i>P</i>
Estación	1	1,30	1,30	3,46	>0,001
Cebo	1	4,47	4,46	11,87	>0,001
Estación : Cebo	1	1,15	1,15	3,06	0,001
Residuos	124	46,62	0,38		
Total	127	53,53			

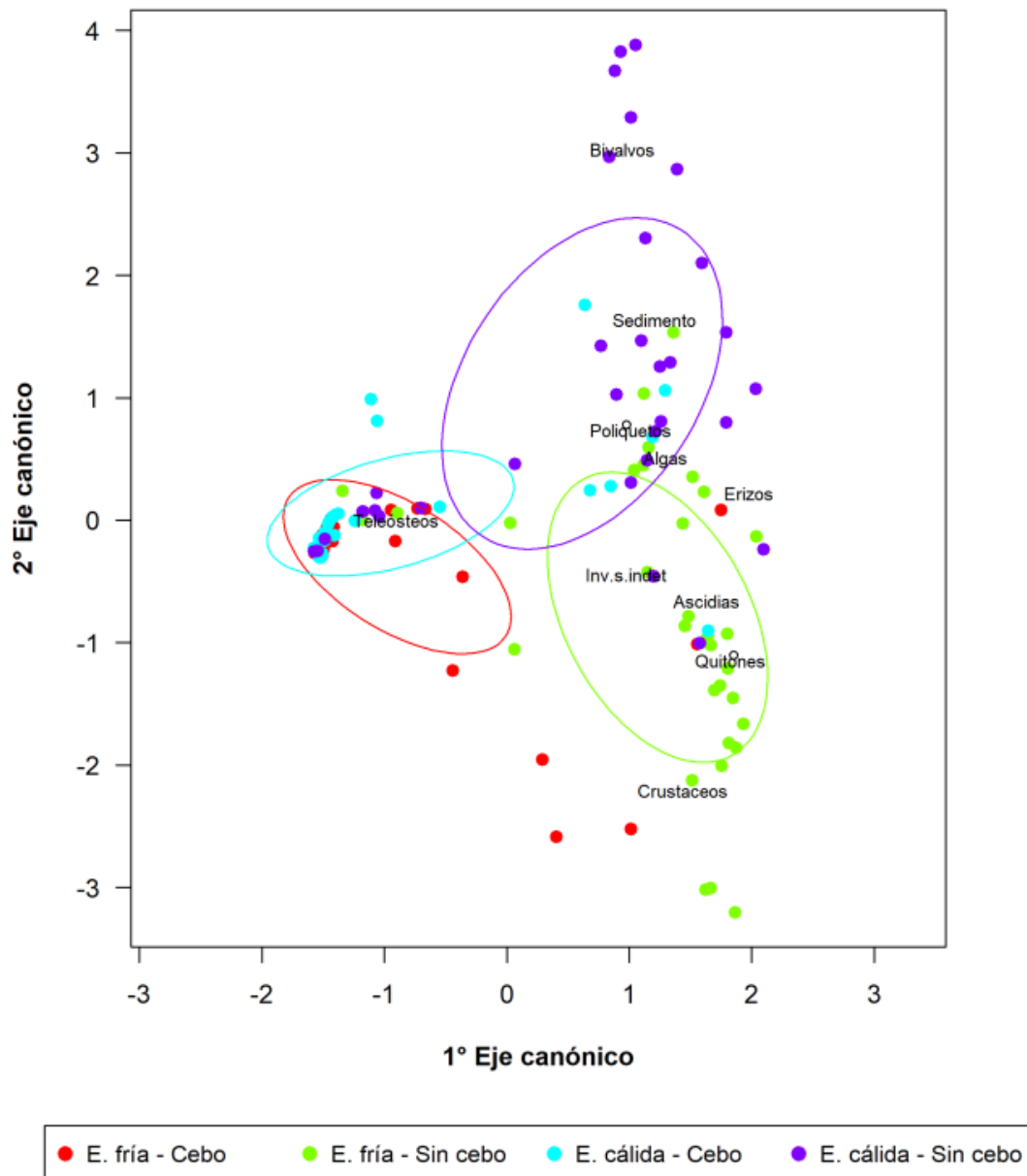


Figura 2.8: Gráfico de dispersión de los ejes canónicos primero y segundo para los contenidos estomacales de *O. trimaculatus* según estación y exposición al cebo. Las elipses muestran desvíos estándar con 95% de confianza. "Inv.s.indet": invertebrados sin determinar.

2.3.3 Experimento de evacuación

La regresión lineal entre peso fresco y peso seco del alimento tuvo un $R^2 = 0,89$. Los términos lineal y cuadrático del tiempo desde la alimentación ambos tuvieron efecto sobre PSacum, no así la temperatura (Tabla 2.2). El parámetro lineal del tiempo resultó positivo (como era de esperar, dado que se trata de una proporción

acumulada), pero el término cuadrático, fue negativo, por lo cual la tasa de evacuación disminuye a medida que pasa el tiempo desde la alimentación. Sin embargo la desaceleración de la evacuación predomina cuando $PS_{acum} > 1$ (Figura 2.9), y luego de por lo menos 96h desde la alimentación. El peso seco de las heces alcanza el peso seco del alimento ingerido luego de 62h.

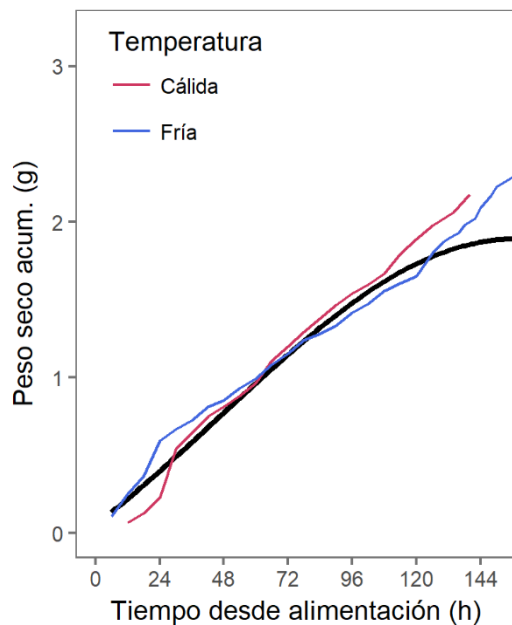


Figura 2.9: Peso seco acumulado de las heces de *O. trimaculatus*, relativo al peso seco del alimento ingerido. Las líneas azul y roja indican el promedio de evacuación para cada temperatura, la línea negra muestra el resultado del GEE.

Tabla 2.2: Fuentes de variación del peso seco de las heces acumulado proporcional al alimento ingerido. Se muestran los valores que toman los parámetros cuando la variable respuesta fue transformada logarítmicamente; a su vez estos valores y sus errores estándar (EE) están multiplicados por mil para mayor claridad en la lectura.

Fuente de variación	Parámetro \pm EE	P
Tiempo desde alimentación	13,05 \pm 0,80	>0,0001
Tiempo desde alimentación ²	-0,042 \pm 0,005	>0,0001
Temperatura	24,71 \pm 20,10	0,22

2.4. DISCUSIÓN

O. trimaculatus presenta una dieta generalista, carnívora, similar a la descrita para la especie en las costas de Mar del Plata (Fenucci y Boschi, 1975). Esta dieta es

similar a la de otras especies de portúnidos (e.g. Caine, 1974; de Lestang et al., 2000), aunque también se han descrito especies más selectivas (e.g. Careddu et al., 2017).

En ausencia de cebo, en invierno, la presencia de teleósteos en la dieta es baja, ocupando el quinto lugar en peso relativo. Durante la estación cálida, en cambio, la presencia de teleósteos es más importante. La hipótesis de que se trata de cebo remanente de exposiciones previas (animales que se alimentan del cebo y se alejan rápidamente antes de la captura) fue descartada pues no se condice con las altas prevalencias de estómagos vacíos. Más bien, es posible que se trate de pequeños peces, ya que muchas veces se hallaron huesecillos y pequeñas vértebras entre los restos, lo que no concuerda con los restos de merluza que los pescadores ofrecen durante el cebado de una zona. Por otra parte, Fenucci y Boschi (1975) también observaron restos de peces en el contenido estomacal de *O. trimaculatus* en las costas de Mar del Plata, donde no hay ofrecimiento de cebo para la captura. Llama la atención también la alta ocurrencia de sedimentos en el contenido estomacal durante la estación cálida sin cebo, que supera el 25%. Es posible que esta alta representación se deba a la gran cantidad de estómagos vacíos en dicha estación.

Durante todo el año el cebo es el principal componente del contenido estomacal de los animales capturados en sus cercanías, como se esperaba. Sin embargo, la prevalencia de estómagos vacíos entre estos animales (alrededor del 50% en la categoría 0-10%), a pesar de tener alimento disponible muy cerca, resulta llamativa, especialmente porque los portúnidos son descritos como depredadores voraces (Takahashi y Kawaguchi, 2001). Varios autores observaron que no hay asimilación en la región cardíaca del estómago (Dall y Moriarty, 1983), por lo que el tiempo de residencia, aunque difiere entre material vegetal y tejido animal, es corto para todos los alimentos ingeridos. Además, la tasa de vaciado del estómago es, en última instancia limitante de la tasa de ingesta (Wear y Haddon, 1987); es decir, es el vaciado del estómago lo que posibilita un nuevo evento de alimentación. Por lo tanto es posible que la presencia de estómagos vacíos sea alta, debido a la alta velocidad de vaciado y no por el bajo nivel de alimentación. Durante los meses cálidos, este patrón se incrementa y la proporción de estómagos vacíos aumenta significativamente, a la vez que los de mayor repleción disminuyen su frecuencia. Es sabido que en animales exotermos la temperatura aumenta la tasa metabólica

(Jimenez y Kinsey, 2015), lo que aumentaría la tasa de vaciado del estómago, apoyando la hipótesis del vaciado rápido. El portúnido *Ovalipes catharus*, por ejemplo, vacía su estómago en 3- 6 h a temperaturas similares a las halladas en el Golfo San Matías (~18 °C en GSM, en verano¹ vs 20 °C en Wear y Haddon, 1987). Si *O. trimaculatus* presenta una tasa similar, los animales que primero llegan al cebo, vaciarían su estómago mucho antes de ser capturados, ya que entre cebado y captura hay aproximadamente 24h. Sin embargo, con el experimento llevado a cabo en esta sección no se hallaron diferencias en la tasa de evacuación entre temperaturas. Además, ésta resultó mucho más lenta de lo esperado, siendo el momento en el que las heces evacuadas alcanzan la biomasa del alimento ingerido en peso seco, más de dos días después de la alimentación. La tasa de evacuación disminuye en el tiempo como se esperaba, sin embargo, esto sucede mucho después de lo esperado y una vez que PSacum es mayor a 1, es decir la biomasa evacuada es mayor a la consumida. Es posible que el papel de filtro utilizado para recoger las fecas retuviera parte de la sal del agua, cosa que no se previó durante el diseño experimental, generando un artefacto inesperado.

En este capítulo, la composición de la dieta de *O. trimaculatus* fue evaluada mediante el análisis de contenidos estomacales. Dado que los alimentos pueden presentar diferente resistencia a la digestión, ésto puede afectar su abundancia en el estómago cardíaco de los cangrejos. Sin embargo, como se mencionó previamente, el tiempo de residencia en el estómago es corto para todos los alimentos pues no hay asimilación, por lo que el análisis del contenido estomacal sigue siendo de gran importancia para evaluar los hábitos alimenticios.

¹ Según datos del Programa de Monitoreo de Calidad Ambiental de las Zonas de Producción de la Prov. de Río Negro ejecutado por el CIMAS,

Capítulo 3: Morfología funcional del molinillo gástrico de *O. trimaculatus*²

3.1 INTRODUCCIÓN

El estómago de los decápodos es una estructura compleja con una gran variabilidad interespecífica (Icely y Nott, 1992). En él, luego de la manipulación por parte de los apéndices bucales, se produce el procesamiento secundario y la trituración real de los alimentos por la acción del molinillo gástrico (Ceccaldi, 2006). Esta estructura varía entre distintas especies y alcanza su mayor desarrollo (mayor cantidad de osículos y calcificación) en los cangrejos brachiuros (Icely y Nott, 1992), en los que el molinillo gástrico fue descrito como una "garra de tres piezas a través de la cual el alimento debe pasar para llegar a la región pilórica" (Ceccaldi, 2006). Esta "garra" está formada por un par de dientes laterales que sobresalen de las paredes del estómago cardíaco, un diente medio que se extiende desde la pared dorsal (Allardyce y Linton, 2010), y una serie de osículos de soporte. En otros grupos de decápodos, en cambio, el estómago puede ser muy simple, con unos pocos huesecillos calcificados, o sin ninguno de ellos (Felgenhauer y Abele, 1985; Icely y Nott, 1992).

Varios estudios sugieren que la anatomía del molinillo gástrico en los diferentes grupos de Decapoda varía según la dieta de las especies (e.g. Kunze y Anderson, 1979; Icely y Nott, 1992; Allardyce y Linton, 2010). Según esta hipótesis, se espera que el molinillo gástrico de las especies macrófagas sea calcificado y dentado, con unas pocas sedas; mientras que las especies que se alimentan de micropartículas deberían presentar pequeños dientes romos y gran densidad de sedas (Caine, 1975; Kunze y Anderson, 1979). Se espera que las especies carnívoras, por su parte, presenten dientes con procesos molares para disgregar tejido animal blando y que

² El contenido de este capítulo fue publicado en la revista Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. de la Barra, P., Narvarte, M., Williner, V. 2017/5. 1–8. Functional morphology of the gastric mill of the swimming crab *Ovalipes trimaculatus* (Decapoda: Portunidae). <https://doi.org/10.1017/S0025315417000844>

los herbívoros presenten crestas transversales altas para cortar material fibroso (Skilleter y Anderson, 1986). Las especies omnívoras se caracterizan por poseer osículos con cúspides, pero también con superficies lisas para moler (Salindeho y Johnston, 2003). Una visión alternativa sugiere que la estructura del molinillo gástrico está relacionada con la filogenia más que con la dieta de una determinada especie (Felgenhauer y Abele, 1985), y por lo tanto, los oscículos y las características dentales del estómago cardíaco se han utilizado como marcadores filogenéticos (i.e. Felgenhauer y Abele, 1985; Sakai, 2004; Brösing et al., 2007). Según esta hipótesis, las especies filogenéticamente cercanas poseen molinillos gástricos similares a pesar de tener hábitos de alimentación muy diferentes. Finalmente, Brösing y Türkay (2011) proponen una síntesis que establece que los dientes del estómago cardíaco de los braquiuros tienen una estructura relativamente estable, pero que esto no excluye la existencia de adaptaciones a las preferencias alimenticias o al uso de diferentes recursos.

Ovalipes trimaculatus ha sido descrito como una especie carnívora y carroñera (Fenucci y Boschi, 1975). En la sección anterior se mostró que los principales componentes de su dieta en el norte del GSM son invertebrados bentónicos, principalmente crustáceos y bivalvos, y peces teleósteos.

El objetivo de esta sección es describir morfo-funcionalmente el molinillo gástrico de *O. trimaculatus*. A su vez, la morfología del molinillo gástrico se evaluará a la luz de la dieta de la especie y se comparará con estructuras homólogas en otros cangrejos portúnidos y otros decápodos con el fin de establecer la influencia de la filogenia y la dieta en la morfología. Como hipótesis se plantea que el molinillo gástrico posee adaptaciones a la dieta, en este caso macrófaga carnívora, tal como se observó en otros braquiuros de distintos hábitos tróficos. Se espera observar dientes robustos y calcificados, poca presencia de setas y superficies suaves. Alternativamente, es posible que el molinillo dependa más de las relaciones filogenéticas de la especie.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Especímenes de *O. trimaculatus* se obtuvieron en el norte del GSM. Los cangrejos fueron recolectados manualmente por buceo a una profundidad entre 10 y 20 m, y conservados a una temperatura de -20 ° C. Treinta individuos fueron diseccionados y sus estómagos fueron preservados en alcohol al 70%. Bajo lupa, se retiró el tejido muscular que rodea los estómagos y se limpió su contenido. Para optimizar la observación de las estructuras de interés, 10 estómagos fueron digeridos en KOH (10%) hirviendo durante 1 h y luego teñidos con rojo-Alzarin. Otros 10 estómagos se tiñeron sin digestión previa, y los 10 estómagos restantes no se digirieron ni se tiñeron. Los diferentes tratamientos permitieron la observación de diferentes estructuras con mayor detalle y claridad. Los estómagos fueron observados y fotografiados bajo lupa Leica S8 APO con cámara incorporada (Canon EOS Rebel t2).

Otros tres cangrejos fueron diseccionados. Se extrajeron sus estómagos, se limpiaron y se conservaron como se indicó anteriormente y luego se colocaron en un desecador con sílica gel durante 48 horas. Posteriormente, las muestras se montaron sobre un portaobjetos metálico y se las recubrió con oro empleando un sistema de deposición combinado metal/carbono SPI Supplies, AX-12157, operado bajo atmósfera de argón (18 mA) por 120 s. Se realizaron observaciones de las muestras a través de un microscopio electrónico de barrido JSM-35C (JEOL, China), equipado con un sistema de adquisición de imágenes digitales Sem Afore, a un voltaje de aceleración de 20 kV.

Se describieron las estructuras del estómago cardíaco que pudieran estar involucradas en el procesamiento de alimentos a partir de fotografías y micrografías, utilizando la nomenclatura propuesta por Ngoc-Ho (1984) y por Kunze y Anderson (1979).

3.3 RESULTADOS

El esófago se conecta ventralmente con el estómago que consta de dos regiones: el estómago cardíaco y el pilórico. El estómago cardíaco es una cámara translúcida, quitinosa, de paredes delgadas, de mayor volumen que el estómago pilórico. En las

paredes del extremo posterior, tiene una serie de piezas bien calcificadas dispuestas simétricamente (Figura 3.1 A, B).

En los laterales internos de la entrada al estómago cardíaco hay un par de válvulas esofágicas que regulan la apertura del estómago. Estas válvulas son estructuras alargadas como cirros, completamente cubiertas con sedas (Figura 3.2 A). En la pared ventral del estómago, posterior a las válvulas esofágicas, se extiende una banda media hasta el extremo posterior del estómago cardíaco. A cada lado de dicha banda el piso del estómago presenta pliegues longitudinales que forman un par de canales cubiertos de sedas llamado "filtro cardíaco" (Figura 3.2 A).

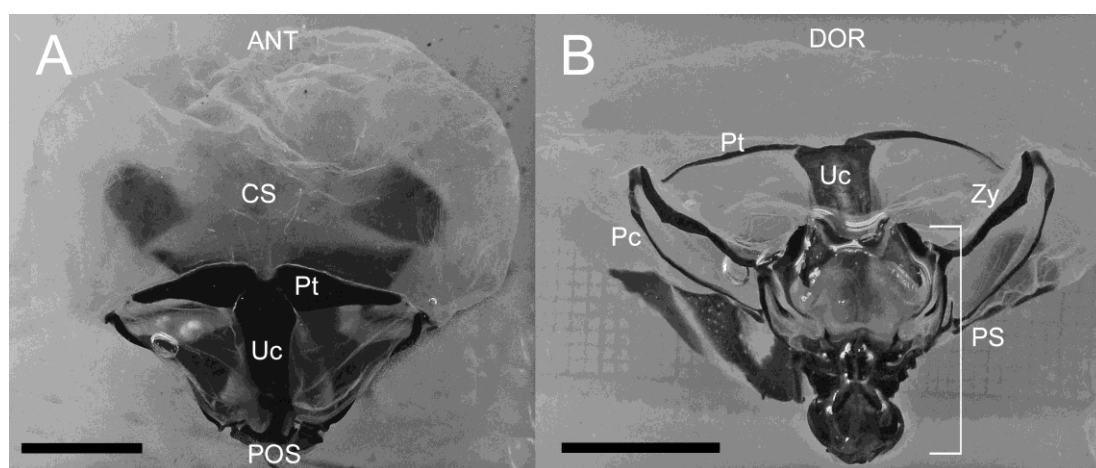


Figura 3.1: Estómago cardíaco de *Ovalipes trimaculatus*. A. Vista dorsal de los osículos urocardíaco y pterocardíaco. B. Vista posterior mostrando los osículos del molinillo gástrico y del estómago pilórico. ANT: dirección anterior, CS: estómago cardíaco, DOR: dirección dorsal, Pc: osículo pectínico, POS: dirección posterior, PS: estómago pilórico, Pt: osículo pterocardíaco, Uc: osículo urocardíaco, Zy: osículo zigocardíaco. Escala: 1 mm.

El molinillo gástrico, la estructura más conspicua del estómago cardíaco se encuentra en su parte posterior (Figura 3.2 B). Consiste en un diente medio sostenido por el osículo urocardíaco (Figura 3.3), dos dientes laterales, soportados por los huesecillos zigocardíacos (Figura 3.4), un par de dientes accesorios laterales menos calcificados (Figura 3.4 A, B) y la válvula cardio-pilórica (Figura 3.5).

El osículo urocardíaco se extiende desde el centro de la pared dorsal del estómago cardíaco hacia la parte posterior. Es alargado en dirección anteroposterior y aplanado dorsoventralmente (Figura 3.3 A). Hacia adentro de la cámara, en su

región posterior, este osículo porta el diente medio del molinillo gástrico, una estructura calcificada que apunta antero-ventralmente desde el techo del estómago cardíaco (Figura 3.3). Este diente tiene una forma cuadrangular y una superficie cóncava y lisa; en cada esquina del cuadrado hay una proyección con bordes redondeados (Figura 3.3 C). Una almohadilla de sedas rodea esta estructura (Figura 3.3 B).

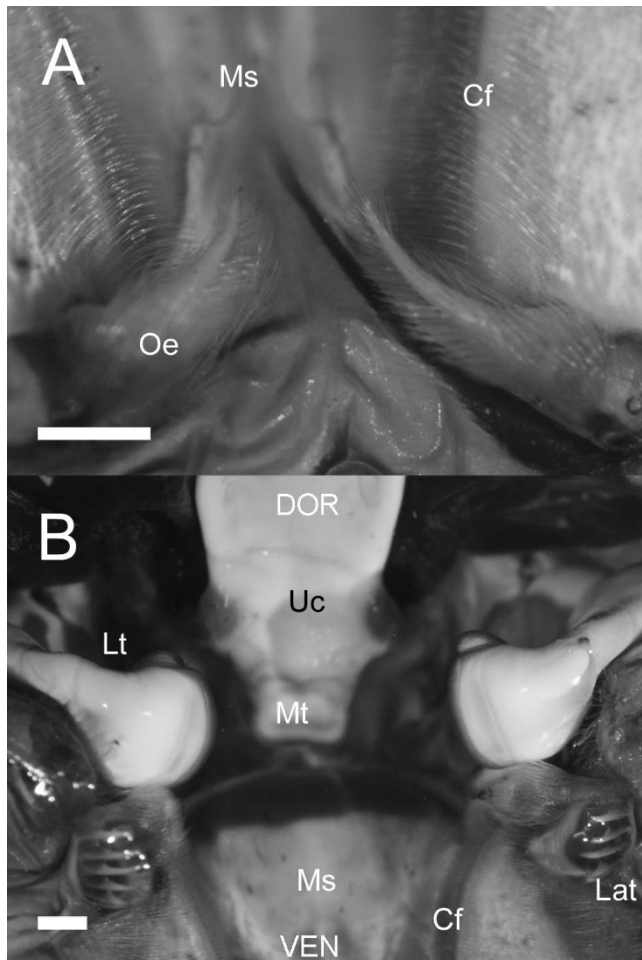


Figura 3.2: Interior del estómago cardíaco de *Ovalipes trimaculatus*. A. Vista ventral interna mostrando las válvulas esofágicas seguidas de la banda media. B. Vista frontal del molinillo gástrico. Cf: filtro cardíaco, DOR: dirección dorsal, Lat: dientes laterales accesorios, Lt: dientes laterales, Ms: banda media, Mt: diente medio, Oe: válvulas esofágicas, VEN: dirección ventral. Escala: 1 mm.

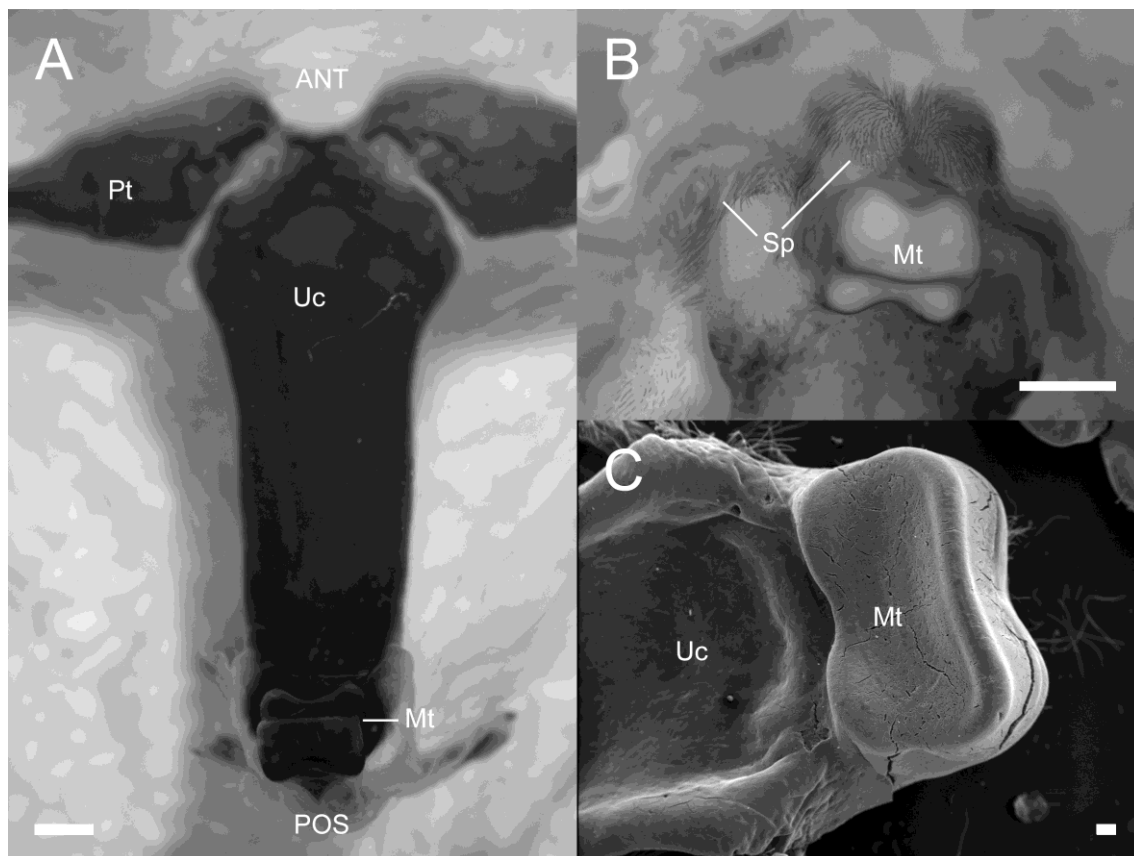


Figura 3.3: Diente medio y osículo urocardíaco. A. Osículo urocardíaco, con diente medio en su región posterior. B. Vista del diente medio mostrando la almohadilla de sedas a su alrededor. C. detalle del diente medio mostrando su superficie lisa y cóncava. ANT: dirección anterior, Mt: diente medio, POS: dirección posterior, Sp: almohadilla de sedas, Uc: osículo urocardíaco. A-B imágenes tomadas bajo lupa; C imagen tomada bajo SEM. Escala: A-B, 1 mm; C, 0.1 mm.

Los osículos zigocardiácos son estructuras pares, calcificadas que se encuentran en los laterales posteriores del estómago cardíaco (Figura 3.1 A, 3.4 A). En su extremo anterior, llevan los dientes laterales, estructuras calcificadas que sobresalen hacia adentro del estómago (Figura 3.4). Los dientes laterales son alargados antero-posteriormente. En ellos puede distinguirse claramente una región anterior y una región posterior (Figura 3.4 B). La región anterior es más ancha, de superficie cóncava y lisa, tiene bordes lisos y afilados y lleva en el extremo anterior una cúspide cóncava (Figura 3.4 E). La región posterior de los dientes laterales se va estrechando desde la parte anterior a la posterior. Dorsalmente tiene de 6 a 9 crestas verticales y ventralmente lleva de 2 a 5 cúspides redondeadas de tamaño decreciente (Figura 3.4 D). La región anterior de los dientes laterales es más robusta que la región posterior, y protruye hacia adentro, apuntando postero-ventralmente.

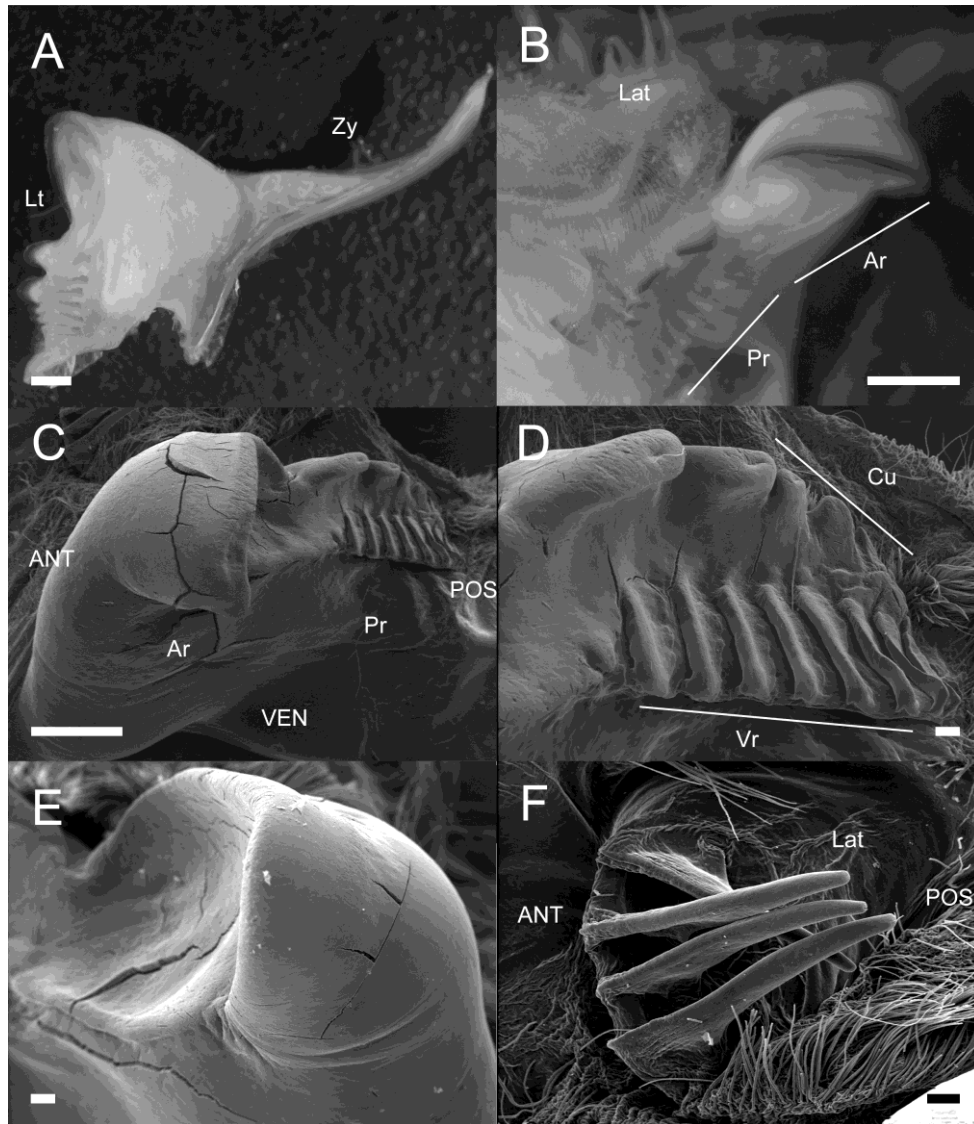


Figura 3.4: Dientes laterales, laterales accesorios y osículos zigocardíacos. A. Osículo zigocardíaco. B. Vista posterior de un diente lateral mostrando su región anterior y posterior, y su posición relativa al diente lateral accesorio. C. Regiones anterior y posterior del diente lateral. D. Región posterior del diente lateral mostrando cúspides ventrales y crestas verticales. E. Región anterior cóncava. F. diente lateral accesorio rodeado de sedas. ANT: dirección anterior, Ar: Región anterior del diente lateral, Cu: cúspides, DOR: dirección dorsal, Lat: diente lateral accesorio, Lt: diente lateral, Pr: región posterior del diente lateral, VEN: dirección ventral, Vr: crestas verticales, Zy: osículo zigocardíaco. A-B imágenes tomadas bajo lupa; C- F imágenes tomada bajo SEM. Escala: A- C, 1 mm; D-F 0.1 mm.

Los osículos pectínicos se encuentran en las paredes laterales del estómago cardíaco (Figura 3.1 B). Desde una vista lateral, se encuentran debajo de cada osículo zigocardíaco. Estas estructuras pares tienen forma de varilla curva y se articulan

anteriormente con los osículos zigocardíacos y los pterocardíacos. En su extremo posterior, ventro-anteriormente a los dientes laterales se pueden observar los dientes accesorios laterales (Figura 3. 4 A, F). Estos son estructuras quitinosas, pares y no calcificadas, constituidos por 4 a 6 dentículos agudos que apuntan hacia adentro y atrás de la cámara cardíaca. Estas estructuras son mucho más pequeñas y más blandas que los dientes descritos anteriormente.

En el extremo posterior del estómago cardíaco, la banda media se curva ventralmente formando la válvula cardio-pilórica, una estructura calcárea muy delgada con una forma semicircular, un borde apical cubierto por sedas y una protuberancia suave en la punta (Figura 5).

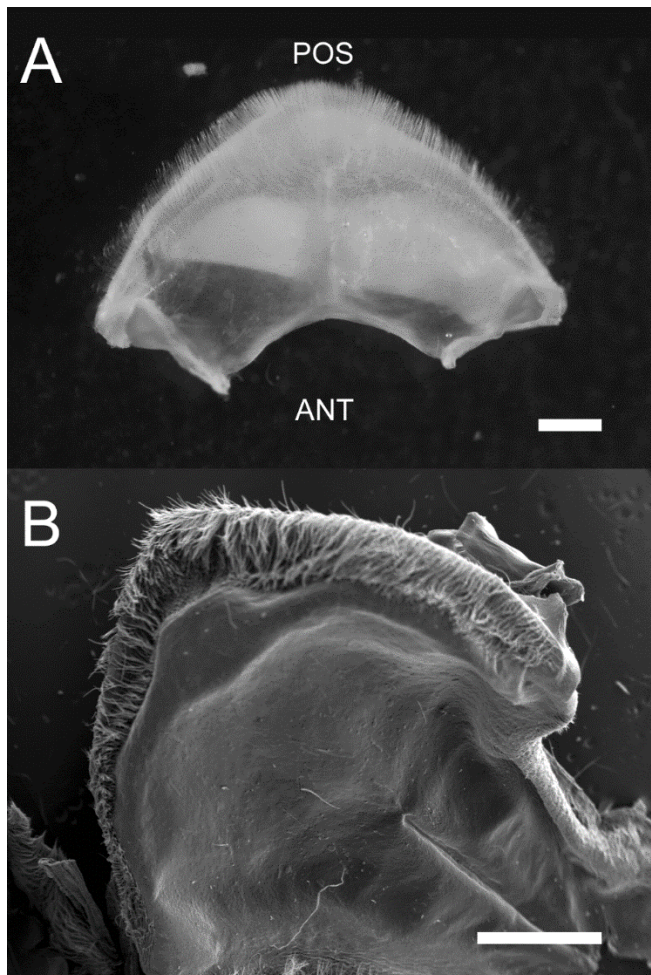


Figura 3.5: Válvula cardio-pilórica. A. Vista ventral a lupa de la válvula cardio-pilórica. B. Microscopía electrónica de barrido de la vista dorsal de la válvula cardio-pilórica. ANT: dirección anterior, POS: dirección posterior. Escala: 1mm.

3. 4 DISCUSIÓN

El molinillo gástrico de *O. trimaculatus* es similar a los de otros portúnidos (Brösing, 2010). Es una estructura compleja con dientes robustos y bien calcificados. Estas características serían funcionales al momento de digerir grandes trozos de alimentos, en concordancia con una dieta macrófaga (Caine, 1975; Kunze y Anderson, 1979).

Cuando los alimentos ingresan en el estómago cardíaco, las válvulas esofágicas y los dientes laterales accesorios dirigen los trozos más grandes al interior del molinillo (Kunze y Anderson, 1979). La función de los dientes laterales accesorios es probablemente la de direccionar los alimentos, y no su procesamiento en sí, ya que al no estar calcificados, son significativamente más blandos que los otros dientes. Los dientes laterales accesorios de *O. trimaculatus* son muy similares a los descritos para otras especies carnívoras de Decapoda que no están estrechamente relacionadas con los portúnidos, como los pagúridos *Dardanus setifer* (Kunze y Anderson, 1979) y *Petrochirus diogenes* (Caine, 1975), los grápsidos *Geograpsus grayi* y *Geograpsus crinipes* (Allardyce y Linton, 2010), o el calápido *Calappa granulata* (Cartes et al., 2002; Brösing, 2010). Los dientes laterales accesorios de estas especies consisten en una hilera de dentículos agudos, en algunos casos acompañados de grupos de sedas. Skilliter y Anderson (1986) proponen que el tamaño de los dentículos de los dientes laterales accesorios podría estar relacionado con el tamaño de las piezas de alimento que alcanzan el estómago, ya que en animales detritívoros observaron que las sedas parecen ser más relevantes que los dentículos en la estructura de los dientes laterales accesorios, mientras que en pagúridos carnívoros los dentículos tienen mayor tamaño. No obstante, existen especies depredadoras como *Pseudocarcinus gigas* que ni siquiera presentan dientes accesorios laterales (Heeren y Mitchell, 1997). Entre los portúnidos, *Nectocarcinus tuberculosus* (Salindeho y Johnston, 2003) y *Callinectes sapidus* (Cochran, 1935) tienen dientes laterales accesorios conformados por una fila de 5 a 7 dentículos agudos. En los trabajos referidos no se menciona ninguna disposición de sedas en particular. En este sentido, las estructuras encontradas en *O. trimaculatus* se adaptan a una dieta carnívora, y también se asemeja a la morfología de sus parientes cercanos.

Los dientes medio y laterales del molinillo gástrico muelen las piezas de alimento más grandes realizando movimientos simultáneos: el diente medio se mueve de forma antero-ventral y los dientes laterales se mueven dorso-medialmente (McGaw y Curtis, 2013). Como estos elementos son los que forman el aparato masticador del molinillo gástrico, su estructura es esencial en términos de capacidad de digestión (Jaszkowiak et al., 2015). En este sentido, los aspectos en los que se hizo foco en este trabajo están directamente relacionados con la función de digestión mecánica del molinillo gástrico. La presencia de estructuras lisas y cóncavas en los dientes estomacales de *O. trimaculatus* sugiere una acción de tipo mortero sobre los alimentos: esta característica generalmente se asocia a la acción de moler o ablandar fibras de origen animal (e.g. Creswell y Marsden, 1990; Heeren y Mitchell, 1997; Salindeho y Johnston, 2003; Allardyce y Linton, 2010). Por el contrario, en especies con mayor contenido vegetal en sus dietas, el molinillo gástrico es más complejo y presenta más ganchos y picos agudos para desarmar fibras vegetales, mucho más duras (e.g. Giddins, 1986; Cannicci et al., 2002).

El diente medio no es tan robusto como se observa en otras especies y presenta una placa cóncava en la zona en la que otros cangrejos portúnidos presentan crestas (Salindeho y Johnston, 2003). Se observa una almohadilla de sedas rodeándolo. Algunos autores sugieren que su función podría ser la de barrer las partículas disgregadas desde la región de los dientes hacia la luz del estómago (Skilleter y Anderson, 1986; Salindeho y Johnston, 2003). En la región anterior de los dientes laterales hay una zona cóncava similar a la observada en carnívoros de otras familias como *C. granulata* (Calappidae, Cartes et al., 2002; Brösing, 2010), *G. grayi* y *G. crinipes* (Grapsidae, Allardyce y Linton, 2010). Este tipo de estructura se observa también en otros portúnidos como *C. sapidus* (Cochran, 1935). Otras especies, como el grápsido omnívoro *Pachygrapsus marmoratus*, presentan crestas o picos en la región anterior de los dientes laterales (Cannicci et al., 2002).

La presencia de superficies cóncavas en los dientes medio y laterales puede tener la función de retener el alimento para maximizar la acción mecánica del molinillo. Las dimensiones abultadas de la cámara cardíaca junto con estas concavidades pueden ser también indicativas de una estrategia trófica, como la que presentan los crustáceos carroñeros de los hábitats bentónicos profundos. Estas especies se

alimentan de forma oportunista cuando un cadáver llega al lecho marino y sus estómagos amplios les permiten ingerir grandes cantidades de alimento en muy poco tiempo (Eastman y Thiel, 2015). Además, en especies que pasan una considerable cantidad de tiempo refugiadas, como *Thenus orientalis*, los pliegues de la pared del estómago que aumentan la capacidad de almacenamiento son una posible adaptación para optimizar el reducido tiempo dedicado a la captura de presas (Johnston y Alexander, 1999). *O. trimaculatus* generalmente está enterrado en fondos arenosos y presenta una rápida ingestión después del rápido procesamiento externo de los alimentos, por lo tanto, las dimensiones del estómago probablemente responden a su comportamiento de alimentación.

La región posterior de los dientes laterales de *O. trimaculatus* presenta una serie de crestas verticales. Este tipo de estructuras es muy común entre los braquiuros (e.g. Cochran, 1935; Cannicci et al., 2002). Algunas especies herbívoras muestran también procesos similares pero con puntas filosas en forma de gancho en lugar de redondeadas (Giddins, 1986). En especies micrófagas, se observó que estos dientes presentan procesos en forma de peine (e.g. Brösing y Türkay, 2011) o incluso una zona de gran densidad de sedas (Kropp, 1986). En *O. trimaculatus*, las puntas redondeadas de las crestas verticales son adecuadas para romper tejido animal, que no requiere un procesamiento mecánico intenso, al contrario de las fibras vegetales. Crestas verticales similares también están presentes en los dientes laterales de otros portúnidos y familias cercanas a estos (Brösing, 2010).

En algunos decápodos, la válvula cardio-pilórica contribuye a la acción de molienda del molinillo forzando la acumulación del alimento y proporcionando una estructura sobre la que los materiales se pueden desintegrar (Icely y Nott, 1992). Esto último parece poco probable en el caso de *O. trimaculatus* debido a la baja calcificación de su válvula cardio-pilórica y a la ausencia de estructuras sobre la misma que podrían colaborar con la ruptura mecánica del material. A pesar de ser una especie carnívora, la válvula cardio-pilórica de *O. trimaculatus* carece de estructuras masticatorias como se ha visto en otros carnívoros, como el anomuro *Petrochirus diogenes* (Caine, 1975).

Hasta ahora, las estructuras masticatorias del molinillo gástrico de otros tres cangrejos portúnidos han sido descritas: *Callinectes sapidus* (Cochran, 1935;

Maynard y Dando, 1974), *Ovalipes gadulpensis* (Caine, 1974) y *Nectocarcinus tuberculosus* (Salindeho y Johnston, 2003). Brösing (2010) también describió el molinillo gástrico de otros portúnidos, pero no presenta información sobre los caracteres de interés para este estudio. Al comparar el molinillo gástrico de *O. trimaculatus* con el de *C. sapidus*, *O. gadulpensis* y *N. tuberculosus* se pueden encontrar fácilmente estructuras similares entre sí: dientes laterales con una cúspide frontal y dos líneas de denticulos posteriores, diente medio cuadrangular que apunta en dirección anterior, válvula cardio-pilórica semicircular con borde setado (la válvula no fue descrita para *O. gadulpensis*). Sin embargo, se pueden observar ciertas diferencias al comparar el molinillo gástrico de *N. tuberculosus* con el molinillo gástrico de *O. trimaculatus*, *O. gadulpensis* y *C. sapidus*. *N. tuberculosus* tiene un diente medio que presenta crestas y cúspides (Salindeho y Johnston, 2003) mientras que en los otros tres potúnidos el diente medio tiene una superficie lisa. Al comparar los dientes laterales dentro de los portúnidos, *N. tuberculosus* presenta cúspides más pronunciadas y surcos más marcados que las otras especies; además, presenta una cúspide anterior con una superficie convexa, mientras que los otros portúnidos presentan una cúspide anterior que forma una región cóncava. Aunque los portúnidos son generalmente depredadores y carroñeros, se han observado especies que integran material vegetal en su dieta (Williams, 1981). Este es el caso de *N. tuberculosus*, que tiene una dieta omnívora en la que los pastos marinos son un componente predominante (Salindeho y Johnston, 2003). Por el contrario, *C. sapidus* y *O. gadulpensis* tienen una dieta compuesta principalmente de pequeños invertebrados bentónicos y peces, con una baja presencia de material algal (Caine, 1974; Laughlin, 1982, 4% para *C. sapidus*). La dieta de *O. trimaculatus* es muy similar a la de *C. sapidus* y *O. gadulpensis*: invertebrados bentónicos, peces pequeños y un contenido muy bajo de material de vegetal. El molinillo gástrico de *N. tuberculosus*, el portúnido con mayor contenido vegetal en su dieta, posee superficies más irregulares, con mayor presencia de puntas. Sin embargo, las cuatro especies conservan las estructuras típicas de los dientes del estómago de los portúnidos (Brösing, 2010). Estas estructuras también se hallan en familias estrechamente relacionadas a Portunidae, como Cancridae (e.g. Schubart y Reuschel, 2009; Spiridonov et al., 2014). Las especies de dicha familia presentan dientes medios cuadrangulares y lisos, y dientes laterales con cúspides anteriores, crestas postero-

ventrales, y cúspides postero-dorsales (*Cancer novaezelandiae*, Creswell y Marsden, 1990; *Cancer pagurus*, Brösing, 2010). También presentan una válvula cardio-pilórica semicircular coronada de sedas. Los dientes laterales accesorios, por otro lado, son mucho más robustos en la familia Cancridae (Brösing, 2010).

Los osículos del estómago cardíaco se han utilizado como indicadores filogenéticos en varios grupos de decápodos (e. g. Brösing et al., 2007; Reimann et al., 2011). Principalmente, se utilizan los osículos de soporte para distinguir entre familias de braquiuros (véase Brösing et al., 2007), pero la morfología del diente medio también ha demostrado ser útil para distinguir incluso especies estrechamente relacionadas (e.g. Naderloo et al., 2010; Naderloo y Schubart, 2010). Asimismo, existen numerosos ejemplos de especies estrechamente relacionadas con diferentes características en sus dientes, asociadas al hábito trófico (e.g. Icely y Jones, 1978; Allardyce y Linton, 2010; Brösing y Türkay, 2011). El nivel de asociación entre el molinillo gástrico y la filogenia, o el molinillo gástrico y la dieta, muy probablemente dependa de la presión adaptativa y de las limitaciones del ciclo de vida. Lo que está claro es que el molinillo gástrico de los braquiuros es una estructura plástica que puede tomar forma de cepillo en algunas especies a su vez que en otras toma forma de dientes duros y robustos, aunque siempre conservando un patrón de base similar (Brösing, 2010). Otras estructuras de alimentación (i.e. quelas y apéndices bucales) también han sido usadas para evaluar la influencia de la filogenia (e.g. Naderloo et al., 2010; Sahlmann et al., 2011) y los hábitos tróficos (e.g. Sahlmann et al., 2011).

La posición filogenética del género *Ovalipes* se ha discutido en los últimos años debido a que las reconstrucciones filogenéticas moleculares no ubican al género *Ovalipes* dentro de la familia Portunidae (Schubart & Reuschel, 2009; Spiridonov et al., 2014). Schubart y Reuschel (2009) colocaron a *Ovalipes* provisionalmente en la familia Geryonidae junto con el género *Benthochascon*, y más tarde Spiridonov et al. (2014), propusieron la nueva familia Ovalipidae con *Ovalipes* como género tipo. En ese sentido, aunque en el presente estudio, *O. trimaculatus* fue considerado un cangrejo portúnido (Ng et al., 2008), es posible que esta clasificación no sea la más precisa. Hasta donde sabemos, no hay ninguna descripción de los rasgos del estómago cardíaco de la familia Geryonidae, y dentro de *Ovalipes* la única descripción disponible es el estudio de Caine (1974).

El compromiso entre filogenia y hábito trófico puede observarse también en otras estructuras de alimentación. Por ejemplo, algunas de las características de las quelas conservadas a lo largo de la superfamilia Portunoidea se consideran la base morfofuncional del hábito depredador y carroñero típico del grupo (Spiridonov et al., 2014). Moody y Steneck (1993), por otro lado, han observado que los patrones de manipulación para el consumo de moluscos varían más entre especies filogenéticamente cercanas que entre especies ecológicamente similares. En resumen, los resultados obtenidos en el presente trabajo y su comparación con la literatura existente sobre otras especies de portúnidos, así como con otras familias de decápodos, muestran que mientras que el molinillo gástrico de *O. trimaculatus* comparte sus características principales con otros portúnidos, también posee los caracteres típicos esperados para una dieta carnívora. En este sentido, nuestros resultados coinciden con los puntos de vista expresados por Brösing y Türkay (2011): existe un patrón de base conservado dado por la forma y los elementos que forman el molinillo gástrico: el molinillo gástrico de *O. trimaculatus* es probablemente más similar al de *C. sapidus* o *N. tuberculosus* que al de *Pseudocarcinus gigas* (Heeren y Mitchell, 1997), pero sobre ese patrón, los hábitos tróficos pueden dar forma adaptativa a ciertas características (e.g. dientes medios lisos, dientes laterales cóncavos).

Capítulo 4: Patrones de partición del hábitat de *O. trimaculatus*

4.1 INTRODUCCIÓN

Los animales con frecuencia se encuentran frente al compromiso de maximizar el crecimiento o minimizar el riesgo de mortalidad (e.g. Halpin, 2000; Grabowski y Kimbro, 2005). Como resultado, se han observado patrones de estómagos vacíos y una aparentemente reducida ingesta de alimentos, particularmente en peces (Ahrens et al., 2012). Asimismo, el uso diferenciado del hábitat en zonas de alimentación y zonas de refugio, como una estrategia para enfrentar el compromiso entre crecimiento y mortalidad, se ha observado principalmente en peces, (e.g. Werner et al., 1983; Bernot y Turner, 2001), y ha sido menos estudiado en otros grupos acuáticos. En cangrejos estuariales y marinos, los traslados siguiendo el flujo de marea permiten maximizar el aprovechamiento de la mayor densidad de alimento presente en el intermareal alto y el refugio provisto por las zonas cubiertas por el agua (Robles et al., 1989; Holsman et al., 2006). Sin embargo, el manejo del compromiso entre alimentación y refugio no ha sido estudiado en profundidad en poblaciones de cangrejos submareales.

O. trimaculatus habita fondos blandos a profundidades de 10 a 65 m (Fenucci y Boschi, 1975). Como se mencionó previamente, en el GSM *O. trimaculatus* es capturado por pescadores que ceban los fondos arenosos 24 hs antes de la pesca. En esas áreas, el lecho marino está compuesto por fondos arenosos gruesos, con zonas de barro, arena y restos de conchas (Servicio de Hidrografía Naval Argentino, 1974). En esta matriz de fondos blandos, ocurren esporádicamente parches rocosos cubiertos por bancos de bivalvos (principalmente la cholga, *Aulacomya atra*). Los pescadores encuentran a los cangrejos alimentándose del cebo o superficialmente enterrados en la arena a su alrededor. Los fondos arenosos en los que se pescan los cangrejos son pobres en biodiversidad y biomasa y, por lo general, carecen de fuentes potenciales de alimento para *O. trimaculatus*, lo que abre la pregunta de

cómo se sostiene esta población. Por el contrario, los parches rocosos presentan una comunidad muy diversa con alta densidad de biomasa que podría representar un área de alimentación mucho más abundante para la población de *O. trimaculatus* (Narvarte et al., 2012). Sin embargo, no hay registro de la especie usando este tipo de hábitat.

Varios cangrejos submareales muestran traslados diarios al intermareal para alimentarse (e.g. *Cancer productus* Robles et al., 1989; *Necora puber*, *Cancer pagurus* Silva et al., 2014) pero no hay información sobre traslados de alimentación entre ambientes submareales diferentes. Teniendo en cuenta que las áreas de pesca de fondo arenoso se encuentran en zonas con muy baja densidad de presas potenciales, y que los fondos rocosos cercanos son mucho más ricos en términos de abundancia de presas, surge la pregunta de si esta población podría moverse desde los fondos arenosos hacia los rocosos para alimentarse. El objetivo de este capítulo es identificar las áreas de alimentación de *O. trimaculatus* en el norte del Golfo de San Matías. Con este propósito se analizó la composición de isótopos estables de C y N de *O. trimaculatus* y sus presas potenciales, bajo la hipótesis de que aunque a los individuos de la especie se los encuentra en fondos arenosos, se alimentan principalmente en los fondos rocosos de los alrededores, más ricos en presas. Se espera por lo tanto que las presas provenientes de fondos rocosos, contribuyan conjuntamente con mayor proporción a la dieta de *O. trimaculatus* que las presas de fondos arenosos.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Se tomaron muestras por buceo de *O. trimaculatus* y de las comunidades de fondos arenosos (FA) y de fondos rocosos (FR) entre noviembre y diciembre de 2015 para analizar su composición natural de isótopos estables de C y N. En el caso de *O. trimaculatus*, cinco hembras y cinco machos fueron capturados e inmediatamente congelados y se tomó una muestra de tejido muscular de una quela de cada cangrejo. Para muestrear la comunidad de FA, se extrajeron, con una bomba de aire, los 5 cm superficiales del sustrato de 15 cuadrados de 1 m² dispuestos aleatoriamente. De esta forma se colectó sedimento y la fauna presente en los cuadrados. En los FR, se

utilizaron cuadrados de 0,25 m² (n = 15) debido a la mayor densidad de organismos bentónicos en este hábitat. Los organismos fueron separados de la roca con una espátula metálica.

Con estos métodos no se logró capturar peces, por lo que los peces pequeños asociados a las comunidades bentónicas se muestrearon por buceo con una red de mano. Sólo se capturó una especie de pez de pequeño tamaño y baja movilidad: el "cocherito" *Dules auriga* (Serranidae). Esta especie se puede encontrar en ambos hábitats estudiados (obs. pers.).

Las muestras de FA se tamizaron a través de una malla de 1 mm para separar el sedimento de la comunidad infaunal. Los individuos de más de 1 mm de ambas comunidades se identificaron al taxón más bajo posible. Cada grupo taxonómico fue pesado en conjunto y los individuos que lo conformaron fueron contados. La biomasa por m² disponible se comparó entre hábitats utilizando una prueba t.

Los grupos taxonómicos con individuos de tamaño variable entre 1 y 4 cm se clasificaron como presas potenciales si pertenecían a uno de los grupos encontrado en los estómagos de *O. trimaculatus* o si tenían una abundancia relativa alta (Tabla 4.1). El criterio de tamaño se estableció con el fin de representar la capacidad aproximada de maniobrar de las quelas de los cangrejos, y también como una aproximación al tamaño de los ítems encontrados en los contenidos estomacales. El criterio de abundancia se estableció para compensar el hecho de que las presas con alta digestibilidad pudieran estar subrepresentadas en el contenido estomacal.

Cuando fue posible, se tomaron muestras de tejido muscular de las presas potenciales, pero en algunos casos esto no fue posible debido al pequeño tamaño de algunas especies (Tabla 4.1). Además, cuando los individuos fueron demasiado pequeños para obtener una cantidad suficiente de tejido para el análisis, se prepararon muestras compuestas de al menos tres individuos (Tabla 4.1). A pesar de esto, algunas muestras resultaron demasiado pequeñas para obtener resultados confiables, por lo tanto, algunas especies estuvieron menos representadas en el análisis (Tabla 4.1). Las muestras se secaron a 60 °C durante 48 h y luego se molieron con mortero de mano hasta lograr un polvo fino. En los casos en que las

estructuras de carbonato no pudieron separarse mecánicamente del tejido, las muestras fueron acidificadas con HCl al 20%.

Tabla 4.1: Fuentes utilizadas para el análisis de isótopos estables, identificadas al menor taxón posible. Bento.: bentopelágico, FA: fondos arenosos, FR: fondos rocosos, CC: cuerpo completo, Mus: músculo. “Trat. Ácido”: tratamiento ácido”. “Prop. en dieta”: contribución relativa a la dieta de *O. trimaculatus*.

Especies	Ambiente	Tipo de muestra	# individuos por muestra	Trat. ácido	# Muestras		Prop. en dieta (media; DE)
					$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	
<i>Tegula patagonica</i>	FR	Mus	5	No	5	5	0,10; 0,08
<i>Ophioplocus januarii</i>	FR	CC	6	Sí	2	2	0,09; 0,07
<i>Ciona robusta</i>	FR	CC	3	No	5	5	0,09; 0,08
<i>Acanthoserolis schythei</i>	FA	CC	1	Sí	3	2	0,08; 0,08
<i>Leucippa pentagona</i>	FR	CC	1	Sí	3	3	0,08; 0,07
Nereididae (Fam.)	FA	CC	5	No	5	5	0,07; 0,07
<i>Pachycheles chubutensis</i>	FR	CC	3	Sí	3	3	0,07; 0,06
<i>Pagurus exilis</i>	FA	CC	1	Sí	3	3	0,07; 0,06
<i>Arbacia dufresnii</i>	FR	CC	1	Sí	3	2	0,07; 0,06
<i>Crepidula sp.</i>	FR	Mus	3	No	5	5	0,06; 0,05
<i>Chaetopleura sp.</i>	FR	CC	5	Sí	3	3	0,06; 0,05
Eunicidae (Fam.)	FA	CC	5	No	2	2	0,05; 0,04
Polynoidae (Fam.)	FR	CC	5	No	5	5	0,04; 0,04
<i>Transenpitar americana</i>	FA	CC	3	No	5	5	0,04; 0,03
<i>Dules auriga</i>	Bento.	Mus	1	No	5	5	0,03; 0,02

La determinación del contenido total de C y N y los análisis de isótopos estables se realizaron mediante un espectrómetro de masa para la determinación de las proporciones de isótopos estables en la Universidad de California, Davis. Las proporciones de isótopos estables de C y N se expresaron en notación δ como parte por mil (‰) de acuerdo con la siguiente relación:

$$\delta X(\text{‰}) = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] \times 1000$$

donde X es ^{13}C o ^{15}N , y R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son las proporciones $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ de la muestra y el estándar, respectivamente (McKinney et al., 1950). La referencia estándar para C fue Pee Dee Belemnite (PDB) y N_2 atmosférico para N. Los estándares internos de laboratorio utilizados fueron G11 (Nylon), G13 (Hígado bovino), G17 (USGS-41 Ácido Glutámico) y G9 (Ácido Glutámico). Las mediciones duplicadas de los estándares internos de laboratorio indicaron desviaciones estándar de medición inferiores a 0.2 y 0.3 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente.

Se analizó la composición de isótopos estables de C y N en cada muestra, excepto en aquéllas que fueron expuestas a tratamiento ácido, en cuyo caso, sólo se analizaron los isótopos de C y el análisis de isótopos de N se llevó a cabo en muestras independientes sin tratamiento ácido. Una normalización matemática de $\delta^{13}\text{C}$ sugerida por Post et al. (2007) se aplicó para tener en cuenta la presencia de lípidos en las muestras.

Para evaluar las diferencias en la dieta entre sexos, la composición isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se comparó entre machos y hembras a través de ANOVAs, después de confirmar la normalidad y la homogeneidad de varianzas de los datos. Para estimar la contribución proporcional de las fuentes potenciales a la dieta de *O. trimaculatus*, se utilizó SIAR que es un modelo bayesiano de mezcla de isótopos estables, modelo que incorpora la variabilidad a nivel individual y grupal de la dieta de los depredadores. Está desarrollado en los lenguajes de fuente abierta R (R Core Team, 2016) y JAGS (Plummer, 2003). Los valores $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de cada cangrejo se utilizaron como datos de mezcla y los valores medios y la desviación estándar de las posibles presas se utilizaron como datos de fuente. Para modelar, los valores de discriminación usados para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ fueron 0,4; 1,3 ‰ y 3,4; 1 ‰ (media; DE) (Post, 2002) y se consideró la concentración de C y N en los tejidos de las fuentes (Phillips y Koch, 2002). Se ejecutaron 200000 iteraciones y usamos previas no informativas³.

Para evaluar el consumo de presas provenientes de diferentes hábitats las fuentes fueron agrupadas *a posteriori* (según Phillips et al., 2005) de acuerdo a su origen en FA (n = 18), FR (n = 33) o bentopelágico (n = 5). Los grupos FA y FR fueron los compuestos por las especies capturadas en dichos ambientes, mientras que "bentopelágico" estuvo sólo constituido por *Dules auriga*, única especie capaz de moverse entre FA y FR.

³En estadística bayesiana, es posible informar los modelos a través de una distribución previa de probabilidades. Esta distribución, basada en conocimiento previo, informa al modelo sobre la probabilidad de una determinada hipótesis antes de evaluar los datos. De esta forma, si uno tiene fuertes razones para considerar que una hipótesis es la correcta sobre la alternativa antes de conocer los datos, eso debería informarse al modelo, en lugar de comenzar de cero (Bolker, 2008). En este caso no se informó a los modelos, a todos los resultados posibles se les otorgó la misma probabilidad a-priori.

4.3 RESULTADOS

La densidad de biomasa en FA (media = 5,49 g.m⁻², DE = 2,61 g.m⁻²) fue mucho menor que en FR (media = 15453,53 g.m⁻²; DE = 7748,57 g.m⁻²; $t_{14} = 7,72$; $P < 0,001$). Los tres taxones con el mayor porcentaje en peso en la dieta de *O. trimaculatus* (crustáceos, teleósteos y poliquetos) estuvieron presentes tanto en FA como en FR, pero representados por diferentes especies en cada ambiente (por ejemplo, crustáceos en FA: *Acanthoserolis schythei*, *Pagurus exilis*; crustáceos en FR: *Leucippa pentagona*, *Pachycheles chubutensis*). Por otro lado, las ascidias, los equinoideos, los ofiuroides y los quitones sólo estuvieron presentes en las muestras de FR.

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *O. trimaculatus* variaron entre -16,9 y -15,6 ‰, y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre 16,5 y 18,9 ‰ (Figura 4.1). No se encontraron diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ ni en $\delta^{15}\text{N}$ entre machos y hembras de *O. trimaculatus* ($\delta^{13}\text{C}$: ANOVA, $F_{(1,8)} = 1,05$; MSE = 0,16; $P > 0,05$; $\delta^{15}\text{N}$: ANOVA, $F_{(1,8)} = 5,39$; MSE = 0,34; $P = 0,05$) por lo que, los datos de *O. trimaculatus* se analizaron como un único grupo. Corregidos por lípidos, los $\delta^{13}\text{C}$ de especies de FA variaron de -20,2 a -14,5 ‰, y su $\delta^{15}\text{N}$ de 12,7 a 17,7 ‰. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ corregidos por lípidos de especies de FR, tomaron valores de entre -18,5 y -12,3 ‰, y su $\delta^{15}\text{N}$ varió de 11,1 a 16,0 ‰. Los $\delta^{13}\text{C}$ de las presas bentopelágicas corregidos por lípidos, variaron de -18,2 a -16,6 ‰; y sus $\delta^{15}\text{N}$ de 18,0 a 19,0 ‰ (Figura 4.1).

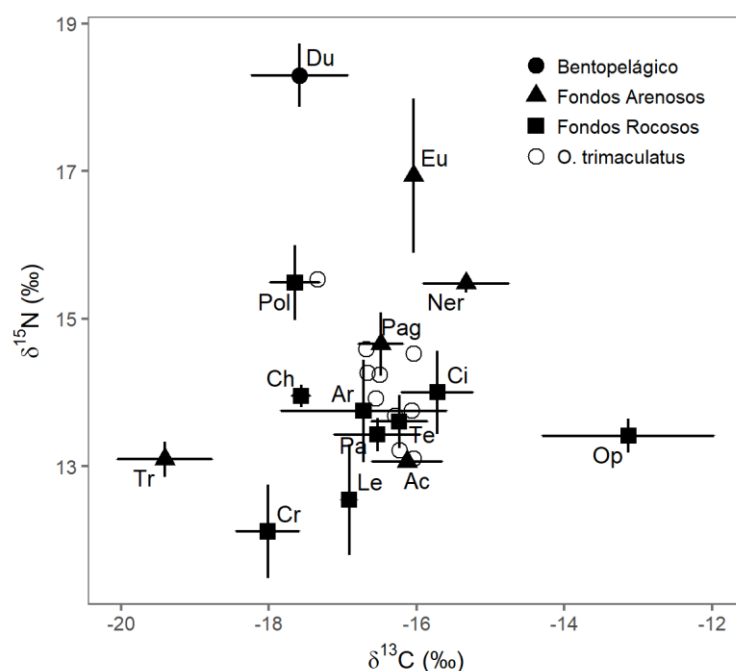


Figura 4.1: $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *O. trimaculatus* y sus fuentes (media, DE). Los círculos vacíos indican los valores de *O. trimaculatus* corregidos por enriquecimiento trófico. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las fuentes corregidos por posible presencia de lípidos (ver sección 4.2). Los círculos llenos representan fuentes del ambiente bentopelágico, los triángulos llenos representan fuentes de fondos arenosos, y los cuadrados llenos de fondos rocosos. Ac, *Acanthoserolis schythei*; Ar, *Arbacia dufresnii*; Ch, *Chaetopleura* sp.; Ci, *Ciona robusta*; Du, *Dules auriga*; Eu, Eunicidae; Cr, *Crepidula* sp.; Pol, Polynoidae; Le, *Leucippa pentagona*; Ner, Nereididae; Op, *Ophioplocus januarii*; Pa, *Pachycheles chubutensis*; Pag, *Pagurus exilis*; Te, *Tegula patagonica*.

No se halló una estructura de correlación entre las contribuciones a la dieta de las especie evaluadas (-0,31 fue la correlación máxima encontrada entre dos fuentes). La contribución promedio de las fuentes a la dieta de *O. trimaculatus* varió entre 0,03 (*Dules auriga*) y 0,10 (*Tegula patagonica*) (Tabla 4.1).

Las especies de FR tuvieron una mayor contribución agregada a la dieta de *O. trimaculatus* que las especies de FA (Figura 4.2). La contribución proporcional de las fuentes de FA tomó valores entre 0,16 y 0,47 (intervalo de confianza [IC] de 95%, media = 0,32), y la contribución de las fuentes de FR entre 0,5 a 0,8 (IC 95%, media = 0,65). *Dules auriga*, la especie bentopelágica, no tuvo una contribución relevante a la dieta de *O. trimaculatus* (IC 95% = 0,00 – 0,07).

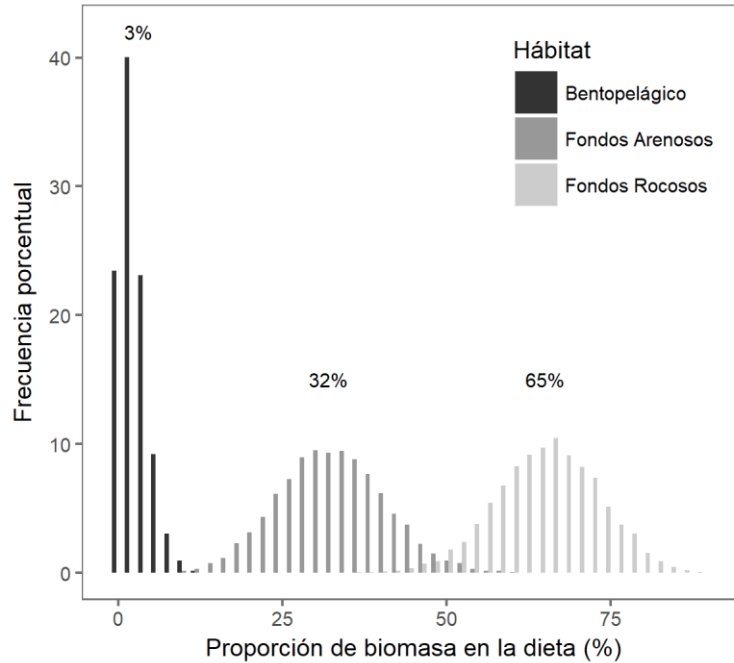


Figura 4.2: Proporción de biomasa en la dieta de fuentes agrupadas según su ambiente, en bentopelágico ($n = 5$), fondos arenosos ($n = 18$), y fondos rocosos ($n = 33$). La solución agrupada es la suma de la contribución en biomasa de las fuentes de un mismo ambiente. Las contribuciones agrupadas fueron calculadas para todas las iteraciones del modelo (en incrementos de 2%), y están expresadas como la frecuencia porcentual de todas las soluciones posibles. La etiqueta indica la proporción media de cada distribución agrupada.

4.4 DISCUSIÓN

Según los resultados obtenidos *O. trimaculatus* utiliza los FR como zonas de alimentación, a pesar de que este tipo de ambiente no es el dominante en esta región submareal, en la cual prevalecen los FA. De hecho, la mayoría de la dieta de *O. trimaculatus* se compone de especies de FR, aunque las especies de FA también contribuyen, en un porcentaje menor.

Los peces pequeños que pudieran formar parte de la dieta natural de *O. trimaculatus* fueron particularmente difíciles de encontrar durante el muestreo en ambos ambientes. Usando un método alternativo, se logró capturar sólo una especie de pez de movimientos lentos y tamaño comparable a los hallados en los contenidos estomacales. El análisis de isótopos estables, sin embargo, mostró que es poco probable que esta especie forme parte de la dieta de *O. trimaculatus*, ya que está demasiado enriquecida en ^{15}N . La alta incidencia de teleósteos en los estómagos

evidencia que *O. trimaculatus* consume peces al menos ocasionalmente, aunque el método puede haber sobreestimado su contribución a la dieta debido a la indigestibilidad de los huesos. Por lo tanto, es posible que *O. trimaculatus* esté consumiendo teleósteos con un nivel trófico inferior al de *Dules auriga*.

El análisis de isótopos estables fue realizado sobre el tejido muscular de *O. trimaculatus* debido a su baja tasa de recambio, que integra la dieta de los animales a una escala estacional (Suring y Wing, 2009). Como se mostró en el Capítulo 2, existen cambios estacionales en la dieta natural de *O. trimaculatus*, y los peces aportan más a su composición durante la estación cálida (de octubre a marzo). Los muestreos de *O. trimaculatus* para análisis de isótopos estables fueron realizados en noviembre por lo que se espera que el tejido muscular haya integrado la alimentación de la estación cálida y la fría.

En términos de contribución proporcional de cada especie a la dieta, algunos resultados no son confiables ya que hay especies que estuvieron subrepresentadas en el análisis (por ejemplo, *Ophioplocus januarii* tuvo sólo dos réplicas, ver Tabla 4.1 para todos los tamaños de muestra). Esto se debió al pequeño tamaño de los individuos en combinación con la gran proporción de estructuras de carbonato en sus cuerpos que dieron como resultado muestras con muy baja masa de C o N para determinar su $\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ (menos de 20 μg). Aun cuando se realizaron muestras compuestas, agregando más de un individuo para aumentar la biomasa total, esto no pudo evitarse en ciertos casos (ver Tabla 4.1 para detalle de composición de las muestras). Los ambientes en los que *O. trimaculatus* se alimenta, sin embargo, están bien representados en términos de réplicas debido a la agrupación de las presas, por lo tanto, nuestras conclusiones son confiables en términos de ambientes de alimentación.

Hasta donde se tiene evidencia bibliográfica, no hay registro de *O. trimaculatus* utilizando FR en esta región. Sin embargo, los pescadores, habitantes de la zona, científicos o turistas que acceden por buceo a la misma suelen hacerlo durante el día. Es posible que *O. trimaculatus* no haya sido observado en este tipo de ambiente por tener alimentación nocturna, como se observó en otros portúnidos (e.g. Caine, 1974; Reigada y Negreiros-Fransozo, 2001). La relevancia de las fuentes de FR en la dieta sugiere que *O. trimaculatus* se traslada hacia los FR y se alimenta de ellos,

más que consumir individuos que accidentalmente llegan a FA. También es posible que *O. trimaculatus* forraje en las intersecciones entre ambos hábitats. Estos resultados echan nueva luz sobre el modo en el que los portúnidos pueden dividir el uso del hábitat, pudiendo refugiarse en FA, donde los pescadores los encuentran, y acercarse a FR para alimentarse, donde el alimento es mucho más abundante y rico. En casos similares, los patrones de alimentación subóptima (i.e, un comportamiento de alimentación menor al esperado según la tasa potencial máxima) han sido explicados como formas de minimizar los efectos de la competencia o la depredación (e.g. Turner, 1996; Grabowski y Kimbro, 2005). Por ejemplo, se ha observado que las señales químicas de conespecíficos lesionados pueden cambiar el uso de hábitat de caracoles de agua dulce (Bernot y Turner, 2001). Al menos dos especies depredan sobre *O. trimaculatus* en el Golfo San Matías (restos de la especie se encontraron en el contenido estomacal del lobo marino *Otaria flavescens*, Romero, com. pers.; y de la raya *Sympterygia acuta*, Barbini y Lucifora, 2016). En el género *Ovalipes*, el enterrarse en fondos blandos disminuye el riesgo de depredación (Barshaw y Able, 1990), por lo tanto, el uso de este tipo de ambiente como refugio contra depredadores más que como zona de alimentación es una hipótesis plausible en el caso de *O. trimaculatus*.

En conclusión, los resultados de esta sección muestran que aunque *O. trimaculatus* habita principalmente en fondos arenosos abiertos, se alimenta de invertebrados de afloramientos rocosos, donde la densidad de presas es mucho mayor.

Capítulo 5: La pesquería de *O. trimaculatus* en el norte del Golfo San Matías.

5.1 INTRODUCCIÓN

Entre el 20% y el 30% de las pesquerías mundiales son pobres en datos (“data poor fishery” Vasconcellos et al., 2005). Esta situación impide que el estado de las mismas sea evaluado adecuadamente y que se recomienden medidas de manejo apropiadas. En estos casos, aunque la calidad, la cantidad y el tipo de datos no son necesariamente los óptimos, es necesario el aprovechamiento alternativo de la información disponible, así como el uso de fuentes no tradicionales para obtener un panorama de lo que sucede en el sistema (Dowling et al., 2015).

La pesquería por buceo de *Ovalipes trimaculatus* en el Golfo San Matías carece de la información biológica básica necesaria para recomendar medidas de manejo. Además, se encuentra bajo un régimen de acceso abierto, lo que empuja a los pescadores a pescar más en menos tiempo (Hardin, 1968; DeAlessi, 2008). A menudo, el destino de este tipo de pesquerías es la no-sustentabilidad, con importantes consecuencias sociales y ecológicas.

Los primeros pescadores artesanales del Golfo San Matías llegaron desde el Golfo San José (400 km al sur) a mediados de la década de 1990, cuando se agotó allí la vieira Tehuelche (*Aequipecten tehuelchus*, Orensanz et al., 2007) al tiempo que el precio de la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) del Golfo San Matías aumentó considerablemente (González et al., 2007). Desde su llegada al Golfo San Matías, estos pescadores altamente oportunistas y adaptables (Narvarte et al., 2007) han incorporado diferentes técnicas de pesca (incluyendo palangres, pequeñas redes de arrastre, dragas y buceo) para capturar diferentes especies (González et al., 2007; Narvarte et al., 2007). Hasta el año 2000, los buzos pescaron los recursos tradicionales de la región (principalmente bivalvos) que vendían en el mercado nacional. Sin embargo, un aumento en el número de inmigrantes chinos a la ciudad

de Buenos Aires (de 45000 personas en 2000 a más de 300000 en 2015, Denardi, 2015) creó un mercado para especies que anteriormente no se explotaban en el Golfo San Matías. La pesquería de *O. trimaculatus* comenzó en 2007 en respuesta a estas nuevas demandas. Aunque no hay información sobre la demanda real del cangrejo nadador, los pescadores siempre son capaces de vender toda su captura a un precio previamente acordado. Por el contrario, cuando pescan moluscos, a menudo saturan la demanda (se acuerda previamente una captura y se pesca hasta conseguir esa cantidad). Este patrón indica que la demanda de cangrejos no se encuentra satisfecha.

El objetivo de este capítulo fue identificar los elementos que limitan el esfuerzo pesquero mediante el estudio de la operación de pesca y de la toma de decisiones de los pescadores. Los niveles de captura y su composición, la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) y la distribución en profundidad de la población de *O. trimaculatus* también se estudiaron para evaluar qué fracción de la población está siendo blanco de la pesquería. Se plantea la hipótesis de que la pesquería de acceso abierto sobre *O. trimaculatus*, se sostiene desde su inicio debido al bajo nivel de esfuerzo pesquero que la flota artesanal puede ejercer

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1. Regulaciones de pesca en Río Negro

La Ley Q N ° 2519 de la Provincia de Río Negro regula la pesca artesanal, estableciendo que las embarcaciones de hasta 9,9 m se consideran parte de la flota artesanal. Para ingresar a la pesquería, los patrones deben registrar sus lanchas y a su vez formar parte de la tripulación a bordo. En el marco de un plan de pesca experimental que comenzó en 2004, como medida precautoria, se prohibió la extracción de cangrejos con ancho de caparazón menor a 95 mm y de cangrejos hembra de cualquier tamaño. Sin embargo, la regulación nunca se aplicó oficialmente y el plan de pesca experimental en su totalidad fue abandonado en la práctica en 2009.

5.2.2. Identificación de las limitaciones del esfuerzo pesquero

Para identificar los factores que limitan el esfuerzo pesquero, se utilizaron tres fuentes de información: entrevistas a pescadores, partes de pesca y observaciones a bordo. Para las entrevistas, durante julio de 2015 se creó una red de contactos a partir de informantes clave. Esta red se amplió hasta que se estableció contacto con todos los patrones que hubieran pescado cangrejo durante ese año (7 de los 8 patrones contactados aceptaron tener una entrevista).

Para las entrevistas se diseñó un cuestionario (Apéndice A) consistente de preguntas abiertas y cerradas. Se llaman preguntas cerradas a aquéllas en las que el entrevistado debe elegir de una serie de opciones acotadas para responder, mientras que las preguntas abiertas no tienen opciones y el entrevistado responde libremente. Las entrevistas fueron individuales, lo que permite que las respuestas de los participantes no estén contaminadas por las respuestas de otros participantes; y fueron realizadas en persona (no por teléfono o correo electrónico), lo que permitió una comunicación más completa con los entrevistados (Christensen, 2009). Durante las entrevistas, el cuestionario era leído a los patrones a la vez que ellos tenían una copia que podían ir siguiendo. Si ellos lo requerían se daban más detalles de lo que se quería averiguar con cada pregunta. Se pidió a los participantes que se extendieran en sus respuestas sobre cualquier tema que consideraran relevante o si necesitaban aclarar algo, por lo que finalmente muchas de las preguntas eran respondidas en formato abierto (los entrevistados se extendían sobre la respuesta), pero en el caso de las preguntas cerradas, luego hacían una elección entre las opciones ofrecidas. Las entrevistas fueron grabadas y las respuestas fueron además registradas por escrito.

A través de las entrevistas y observaciones a bordo se obtuvo información acerca de la maniobra de pesca, las especies blanco y del comportamiento espacial de la flota. Las áreas de pesca fueron identificadas a partir de los partes de pesca, discutidas con los pescadores durante las entrevistas y luego mapeadas. También se preguntó a los patrones si conocían alguna reglamentación existente sobre la pesca de cangrejo y si sus capturas habían sido controladas por la autoridad pesquera.

La importancia de diferentes variables para decidir si pescar cangrejo o no (Apéndice A, pregunta 2.b) se evaluó usando preguntas tipo Likert (Likert, 1932).

Para ello se utilizó una escala con 4 puntos de anclaje (desde “nada importante”, hasta “muy importante”, ver Apéndice A). A cada punto de anclaje se le asignó una puntuación de 1 a 4 asociada al nivel de relevancia. Se consideró que no tenía sentido tener un indicador neutro de la importancia (“ni importante, ni no-importante”) por lo que se usó un número par de puntos de anclaje. También se evaluaron diferentes motivaciones que los pescadores pudieran tener para pescar cangrejo a través preguntas tipo Likert (Apéndice A, pregunta 3). En este caso se usó una escala con 5 puntos de anclaje (desde “nada de acuerdo” hasta “muy de acuerdo”, ver Apéndice A), con una categoría neutra (“ni de acuerdo, ni en desacuerdo”). A cada punto de anclaje se le asignó una puntuación de 1 a 5 asociada al nivel de acuerdo con las motivaciones. Con sendas pruebas de t de una cola, las variables evaluadas se compararon con la puntuación central (2.5 al evaluar la importancia al momento de decidir, 3 al evaluar el nivel de acuerdo con una motivación). Las puntuaciones de las diferentes respuestas se usaron para calcular una media y un desvío estándar (DE) para cada variable evaluada (ver Gelcich et al., 2009 para un enfoque similar). El viento, el rendimiento reciente de la pesca de cangrejo y el precio del cangrejo fueron identificados como variables relevantes para la pesca de cangrejo, de acuerdo a sus valores promedio (ver sección 5.3.1). Por esto se decidió evaluar el efecto del viento, el rendimiento pesquero reciente y el precio del cangrejo sobre el esfuerzo pesquero de forma mensual desde enero de 2008 hasta diciembre de 2013. Para ello fue necesario construir estimadores de todas estas variables como se indica a continuación.

Para construir un estimador del efecto del viento se utilizaron los registros diarios de dirección y velocidad del viento de 1988 a 2014 obtenidos de la estación meteorológica del Aeródromo Saint Exupéry (40,759° S; 65,026° O, Figura 5.1). En este registro hay datos cada una hora, pero sólo se utilizó información tomada entre las 6:00 y las 12:00 (es decir, en el horario aproximado en el que los pescadores trabajan). A través de una regla de decisión basada en las declaraciones de los pescadores (Figura 5.2) se estimó en qué días las condiciones de viento permitieron pescar cangrejo. Se evaluó la precisión de este modelo a través del siguiente cociente

$$\frac{\sum_{d=1}^D d_i}{D}$$

donde D es el número de días entre enero de 2008 y diciembre de 2013 en los que el modelo estimó que no era posible pescar cangrejo, y $di=1$ si hay registro de pesca de cangrejo para ese día. Así se obtuvo una proporción del error de estimación. Los años anteriores al comienzo de la pesquería se analizaron para evaluar el comportamiento histórico de esta variable, pero el modelo se evaluó utilizando sólo la información de 2008 en adelante, año en el que ya estaba establecida la pesquería. Como estimador del efecto mensual de las condiciones de viento se usó el total de días de cada mes, desde 2008 hasta 2013, en los que según este modelo fue posible pescar.

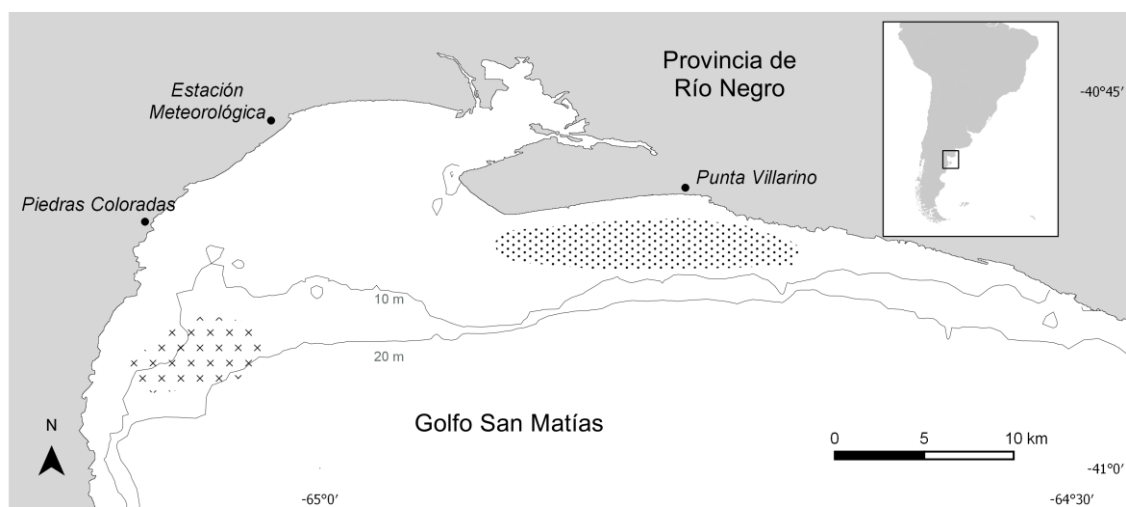


Figura 5.1: Área de estudio indicando los puntos de desembarco de pesca de cangrejo Piedras Coloradas y Punta Villarino, y las áreas de pesca asociadas a ellos (áreas con \times y \cdot , respectivamente). Se indica también la estación meteorológica en la que se obtuvieron los datos climáticos.

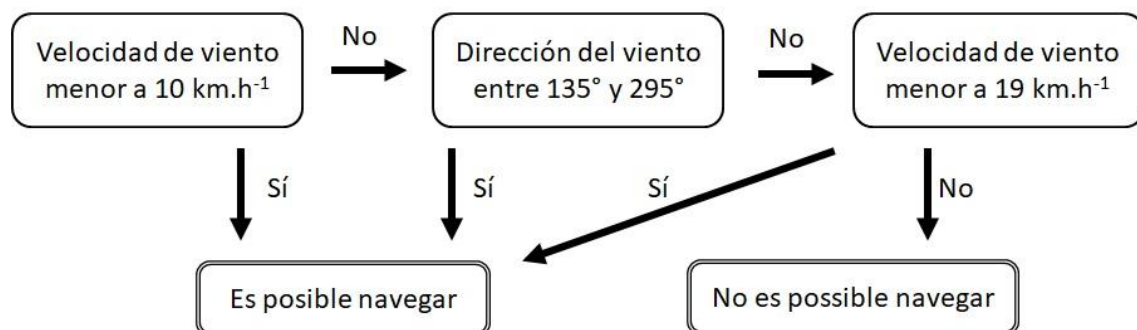


Figura 5.2: Árbol de decisión usado para analizar las condiciones de viento y determinar si en un determinado día es posible navegar. Es necesario que haya 2 días consecutivos en los que las condiciones de viento permitan la navegación para que sea posible pescar cangrejo.

Como indicador del rendimiento reciente de la pesca de cangrejo se utilizó la CPUE mensual calculada como la captura total de cada mes sobre el número de viajes de pesca de dicho mes. Como indicador de precio se calculó el cociente entre el precio del cangrejo y el precio local del combustible, por dos motivos, para tener en cuenta la inflación y porque el combustible es uno de los costos más altos al salir a pescar. Las variaciones más importantes en el precio del cangrejo se obtuvieron durante las entrevistas, mientras que el precio local del combustible se obtuvo de la base de datos del Ministerio Nacional de Energía (<http://res1104.se.gob.ar/consultaprecios.eess.php>).

El esfuerzo pesquero mensual entre enero de 2008 y diciembre de 2013 se estimó como el número de viajes por mes registrados en los partes de pesca. El número de viajes se ha utilizado en otros estudios como medida de esfuerzo (Defeo y Castilla, 2005; Johnston et al., 2011) y se considera un buen estimador en este caso debido a que los pescadores siempre extraen todos los cangrejos que se acercan al cebo independientemente de la cantidad de buzos que trabajen en cada caso.

De esta manera, se obtuvieron estimadores mensuales del número de días de pesca permitidos por las condiciones de viento, del precio del cangrejo, del rendimiento pesquero y del esfuerzo de pesca desde enero de 2008 hasta diciembre de 2013 ($N = 72$). La relación entre el esfuerzo pesquero y los factores relevantes para pescar cangrejo se evaluó utilizando un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución del error binomial negativa y función de enlace logarítmica. El modelo se evaluó frente al modelo nulo (esfuerzo más probablemente distribuido aleatoriamente que asociado a los factores evaluados) utilizando el criterio de información de Akaike corregido para tamaños de muestras pequeños (AICc Burnham y Anderson, 2004). Se evaluó la diferencia entre el valor de AICc más bajo y el AICc de cada modelo ($\Delta AICc$). La probabilidad relativa de que un modelo específico sea el más adecuado se evaluó con el peso del AICc de cada modelo (w_i).

5.2.3. Cambios en la CPUE y la composición de la captura

Para evaluar los cambios de CPUE en el tiempo y el espacio, se utilizó la información de captura, fecha y área de pesca registrada en los partes de pesca. La confiabilidad de estos datos fue consultada durante las entrevistas con los patrones para detectar

información errónea y descartarla cuando fuera necesario. Es así que los datos del año 2014 fueron descartados. A través del mapeo de las coordenadas informadas en los partes de pesca se pudieron identificar dos áreas de pesca, cada una asociada a un punto de desembarco. La CPUE diaria se calculó para las dos áreas de pesca entre enero de 2008 y diciembre de 2013, como captura:viajes de cada día. Se utilizó un GLM con distribución de errores gaussiana y función de enlace identidad, para evaluar los cambios en la CPUE ($N = 705$) utilizando año, mes y área de pesca como variables explicativas (todos considerados como factores). La interacción entre el año y el área de pesca también se evaluó para determinar si hubo cambios importantes en el rendimiento de las zonas. Se evaluaron 10 modelos, incluyendo el modelo nulo (Tabla 5.1) a través del $\Delta AICc$ entre el modelo de $AICc$ más bajo y el resto de los modelos. La probabilidad relativa de que un modelo específico sea el más adecuado se evaluó con el peso de $AICc$ de cada modelo (w_i). Las capturas anuales también se calcularon a partir de los registros oficiales.

Tabla 5.1: Resumen de los resultados de la selección de modelos para explicar la variación de la CPUE en relación al Año, Mes, y área de pesca (AP), y la interacción entre Año y área de pesca (Año:AP). k es el número de parámetros estimados. Los modelos se muestran en orden decreciente de importancia.

Modelos candidatos	k	$AICc$	$\Delta AICc$	w_i
Año Mes	17	1441,9	0,00	0,64
Año Mes AP	18	1443,9	2,00	0,24
Año Mes AP Año:AP	23	1445,2	3,32	0,12
Año	6	1486,5	44,59	0,00
Año AP	7	1488,5	46,62	0,00
Año AP Año:AP	12	1488,5	46,62	0,00
Mes	12	1516,2	74,31	0,00
AP Mes	13	1516,3	74,45	0,00
Modelo nulo	1	1549,9	108,01	0,00
AP	2	1550,6	108,72	0,00

Se tomaron muestras de las capturas comerciales durante la primavera (la estación de mayor captura) de 2007, 2008 y 2014 a fin de estudiar la composición biológica de la captura (ancho del caparazón y sexo). Los datos de 2007 y 2008 se consideraron como la fase temprana de la pesquería, mientras que los datos de 2014 se consideraron como la fase tardía de la pesquería. El área de procedencia de cada captura también fue registrada. Se comparó la proporción de sexos entre las áreas

de pesca, las fases de la pesquería y la interacción de estos factores a través de un GLM. El sexo se codificó como una variable binomial (femenino = 1, masculino = 0) y su composición se evaluó mediante una distribución de error binomial con función de enlace logit. También se comparó la composición de tallas entre áreas de pesca, fases de la pesquería y la interacción de estos factores a través de un GLM con una distribución de error Gaussiana y una función de enlace identidad. En ambos casos se evaluaron cinco modelos a través de AICc, incluyendo el modelo nulo (Tabla 5.2), como se explicó anteriormente.

Tabla 5.2: Resumen de los resultados de la selección de modelos para explicar la variación en (a) la proporción de hembras y (b) el ancho de caparazón en relación a la fase de la pesquería (FP), el área de pesca (AP) y la interacción entre estos factores (FP:AP). k es el número de parámetros estimados. Los modelos se muestran en orden decreciente de importancia.

Variables respuesta	Modelos candidatos	k	AICc	Δ AICc	w_i
(a)					
Proporción de hembras (N = 2400)	FP AP FP:AP	4	3226,8	0,00	0,988
	AP	2	3236,6	9,79	0,007
	FP AP	3	3237,4	10,57	0,005
	Modelo nulo	1	3258,7	31,92	0,00
	FP	2	3260,7	33,89	0,00
(b)					
Ancho de caparazón (N = 2400)	FP AP	3	18941,4	0,00	0,691
	FP AP FP:AP	4	18943,0	1,61	0,309
	AP	2	19008,4	66,99	0,00
	FP	2	19125,0	183,63	0,00
	Modelo nulo	1	19257,9	316,54	0,00

5.2.4 Distribución batimétrica de *O. trimaculatus*

Para estudiar la distribución batimétrica de *O. trimaculatus* se utilizaron datos colectados en 2006, previos al inicio de esta tesis. Se muestrearon 200 estaciones en el norte del GSM en un rango de profundidad de 10 a 60 m utilizando una rastra de 1,6 m de ancho de boca (ver Narvarte et al., 2011 para las características detalladas). En cada lance se pesó la captura de *O. trimaculatus*, se contó el número de especímenes de esta especie y se registró su sexo.

Los lances se agruparon por profundidad, una categoría cada 10 m. El primer grupo, conformado por lances hechos entre 10 y 20 m de profundidad, representa el rango

de profundidad en el que opera la pesquería. Para cada grupo, la densidad de cangrejo se estimó como la biomasa por m² barrido.

La proporción de sexos de *O. trimaculatus* se comparó entre profundidades utilizando una prueba exacta de Fisher para muestras pequeñas (es equivalente a una prueba de independencia, pero más robusto cuando las frecuencias son bajas Quinn y Keough, 2002). En el grupo de lances más somero, donde se produce la pesquería, se evaluó si la proporción hembras:machos = 1:1 a través de una prueba de Chi cuadrado. El peso medio de los individuos se comparó entre estratos con una prueba de Kruskal-Wallis después de rechazar la normalidad (con una prueba de Shapiro-Wilks) pero confirmando homocedasticidad (prueba de Levene). En el estrato más profundo (51-60 m), esta variable no se evaluó debido al bajo número de cangrejos capturados (n = 2).

Todas las pruebas estadísticas se llevaron a cabo utilizando el software R (R Core Team, 2016).

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Identificación de las limitaciones del esfuerzo pesquero

La flota se compone de ocho lanchas de 6.5 a 9.5 m de eslora. Este tipo de lancha sólo permite viajes de menos de un día, debido a la escasa cantidad de combustible y equipamiento que pueden transportar 1 (Figura 5.3 A). Para pescar cangrejo, en cada viaje embarcan un patrón, dos o tres buzos (a veces incluido el patrón) y un marinero. Seis de los siete patrones entrevistados trabajaban ellos mismos como buzos. Para pescar cangrejos, alrededor de 300 kg de cebo (principalmente restos de la pesquería industrial de merluza) son arrojados por la borda en 5 - 8 puntos que ellos identifican por GPS, a distancias de 300 - 500 m entre ellos (Figura 5.3 B). Al día siguiente, los cangrejos que fueron atraídos hacia el cebo son recolectados manualmente por buzos provistos de aire desde la superficie a través de una bomba. Durante la recolección los buzos llevan colgado al cuello un salabardo modificado con un balde de plástico en la boca del mismo para evitar el desprendimiento de los apéndices de los animales, heridas o roturas del traje de buceo y el escape de los

animales (Figura 5.3. C). Los buzos capturan exclusivamente cangrejos de valor comercial (Figura 5.3 D, E).



Figura 5. 3: Detalles del proceso de captura del cangrejo nadador. A. La flota está compuesta por lanchas de 6,5 a 9,5 m de eslora. B. Se utilizan restos de pescado a modo de cebo que se echan por la borda y se dejan en el fondo marino aproximadamente 24h. C. Se utiliza un salabardo modificado para la captura. D. Se recolectan manualmente por buceo los animales atraídos al lugar a una profundidad de 10 – 20 m (foto gentileza de G. Aguayo). E. Salabardo luego de la captura. Unos pocos individuos se descartan. F. La captura es trasladado en camión térmico hasta la terminal pesquera artesanal de San Antonio Oeste.

Se identificaron dos áreas de pesca claramente distinguibles, cada una asociada a un punto de desembarco: Piedras Coloradas y Punta Villarino (Figura 5.1). Desafortunadamente, la información sobre el uso del espacio a una escala menor no es confiable. Cada lancha opera exclusivamente en uno de los puntos de desembarco, y aunque la metodología es esencialmente la misma, algunas características de la pesquería varían entre los dos sitios de desembarco. En Piedras Coloradas, los pescadores pescan también navaja (*Panopea abbreviata*), cholga (*Aulacomya atra*) y, en menor medida, mejillón (*Mytilus platensis*). En Punta Villarino, los pescadores recolectan también caracol *Buccinanops deformis* (= *globulosus*) y almeja púrpura (*Amiantis purpurata*). Como la pesca de cangrejo requiere un viaje sólo para cebar,

los pescadores generalmente aprovechan ese viaje para pescar los otros recursos y de esa forma cubrir parte de los costos del viaje.

El área de pesca asociado a Piedras Coloradas se encuentra a 18 km del punto de desembarco y a una profundidad de ~ 20 m, mientras que Punta Villarino se encuentra a 7 - 9 km del punto de desembarco y a una profundidad de 10 a 12 m. Uno de los patrones declaró que los viajes de prospección no se consideran una buena inversión porque otros pescadores eventualmente siguen a los primeros y aprovechan las nuevas áreas sin haber incurrido en ningún gasto o riesgo económico, por lo que rápidamente el rendimiento en el nuevo sitio se igualaría al de los sitios tradicionales.

Los patrones constituyen un sector homogéneo en términos de edad (media, DE: 41, 8 años) y experiencia (media, DE: 20, 6 años como pescadores; 7, 1 pescando cangrejo; 10, 3 viajes por mes). Sólo uno de ellos conocía la regulación sobre las capturas de cangrejo (es decir, sólo está permitido capturar machos con ancho del caparazón > 95 mm) y otro opinaba que la regulación había existido en el pasado y que ya no estaba en vigor. El resto de los entrevistados no había oído hablar de ninguna regulación sobre las capturas. Incluso aquéllos que habían oído sobre la regulación, declararon que sus capturas nunca habían sido controladas.

Los patrones consideraron la dirección y velocidad del viento como la variable más relevante al decidir ir a pescar cangrejo (media; DE: dirección del viento = 3,71; 0,49; $t = 6,58$; $P < 0,001$; y velocidad del viento = 3,57; 0,53; $t = 5,03$; $P < 0,001$ en una escala Likert con cuatro puntos de anclaje: 4 = Muy importante – 1 = Nada importante), seguido de variables relacionadas con la experiencia reciente de pesca (media; DE: rendimiento de viajes recientes propios = 3,57; 0,53; $t = 5,30$; $P < 0,001$ seguido por rendimiento de viajes recientes de otros = 3,43; 0,80; $t = 3,12$; $P = 0,01$; ambos en la escala Likert previamente indicada). No obstante, la mayoría de los elementos evaluados en el cuestionario se consideraron relevantes en alguna medida (Figura 5.4 A).

En cuanto a las motivaciones para pescar cangrejo, estuvieron totalmente de acuerdo con la afirmación "el precio es mejor que el de otras especies" (media; DE = 4.7; 0,5; $t = 9,30$; $P < 0,0001$ en una escala Likert con cinco puntos de anclaje: 5 =

Totalmente de acuerdo – 1 = Totalmente en desacuerdo, Figura 5.4 B). Esto fue respaldado con declaraciones como "es fácil subir el precio", "puedo ganar más

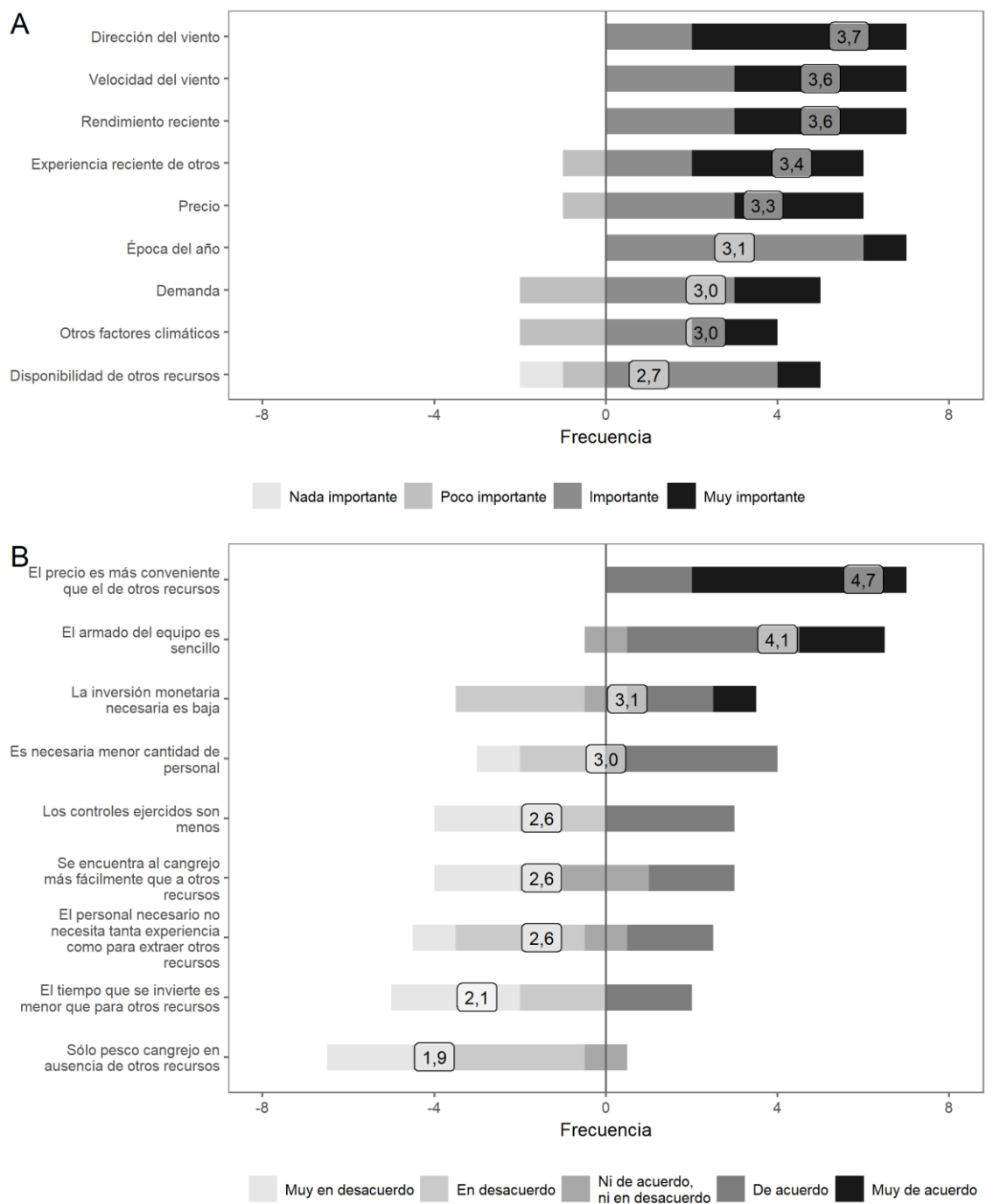


Figura 5.4: A. Variables evaluadas para decidir si salir a pescar cangrejo. B. Motivaciones para pescar cangrejo. Las barras representan la frecuencia de cada respuesta y los números recuadrados el promedio de puntaje de cada respuesta obtenida.

dinero en menos tiempo". En promedio, la pesquería de cangrejo representó el 55% de los ingresos económicos de los patrones.

De 2008 a 2013, se estimó un total de 1572 días en los que las condiciones de viento no permitieron pescar cangrejo. De estos, 352 días tuvieron al menos un registro de pesca de cangrejo. Esto representa un error del 22% en la estimación del número de días que las condiciones del viento permiten pescar cangrejo. Al analizar los datos climáticos completos (desde 1988), se halló que por año hay en promedio 93,5 días ($DE = 38,5$) en los que las condiciones de viento permiten la pesca de cangrejo, lo que representa el 25,5% de los días.

Teniendo en cuenta sólo los datos meteorológicos a partir de 2008, hubo una media de 103,3 días por año ($DE = 27,3$) disponibles para pescar cangrejo, que equivale al 28% de los días en un año.

Para explicar la variación del esfuerzo pesquero el modelo nulo resultó más adecuado que aquel que incluía como variables explicativas las condiciones de viento, el rendimiento pesquero reciente y el precio del cangrejo ($\Delta AICc_{\text{(modelo nulo)}} = 0,0$; Parámetros estimados = 1; $w_i = 0,9$; $\Delta AICc_{\text{(modelo)}} = 4,45$; Parámetros estimados = 4; $w_i = 0,1$). Esto significa que es más probable que el esfuerzo de pesca varíe aleatoriamente a que dependa de las variables evaluadas, es decir, las variables evaluadas no explican adecuadamente los cambios en el esfuerzo.

5.3.2 Cambios en la CPUE y la composición de la captura

El modelo que mejor explica los cambios en la CPUE incluye el año y el mes como variables predictoras (Tabla 5.1, $w_i = 0,64$) y explica el 18% de la varianza total. El parámetro estimado para 2009 fue el único negativo, es decir que 2009 fue el único año en el que la CPUE disminuyó con respecto a 2008 (Tabla 5.3, Figura 5.5). Los estimadores para el resto de los años fueron positivos y, en todos los casos, sus intervalos de confianza del 95% no incluyeron al cero. Los intervalos de confianza del 95% de los años 2010 a 2013 se superponen, lo que significa que no pueden detectarse diferencias de CPUE entre esos años (Tabla 5.3, Figura 5.5). Las capturas anuales aumentaron de 4,8 a 93,7 t de 2008 a 2010, luego se mantuvieron más o menos constantes con una media de 74,3 t (Figura 5.6 A).

El modelo que mejor explica los cambios en el ancho de caparazón de las capturas incluyó como variables explicativas el área de pesca y la fase de la pesquería, pero no la interacción entre estos factores (Tabla 5.2). Este modelo explica el 12% de la

variación total en las tallas. El ancho de caparazón de los cangrejos capturados aumentó entre la fase temprana y la tardía de la pesquería, y los cangrejos de Piedras Coloradas siempre fueron más grandes que los de Punta Villarino (Tabla 5.4, Figura 5.6 B). El modelo que mejor explica los cambios en la proporción de hembras de las capturas incluyó el área de pesca, la fase de pesca y su interacción como variables explicativas (Tabla 5.2), pero este modelo sólo explicó el 1% de la variación. Las capturas de Piedras Coloradas tuvieron una menor proporción de hembras que las de Punta Villarino, pero, mientras que la proporción de hembras disminuyó en Piedras Coloradas entre la fase temprana y la tardía, aumentó en Punta Villarino (Tabla 5.4, Figura 5.6 C).

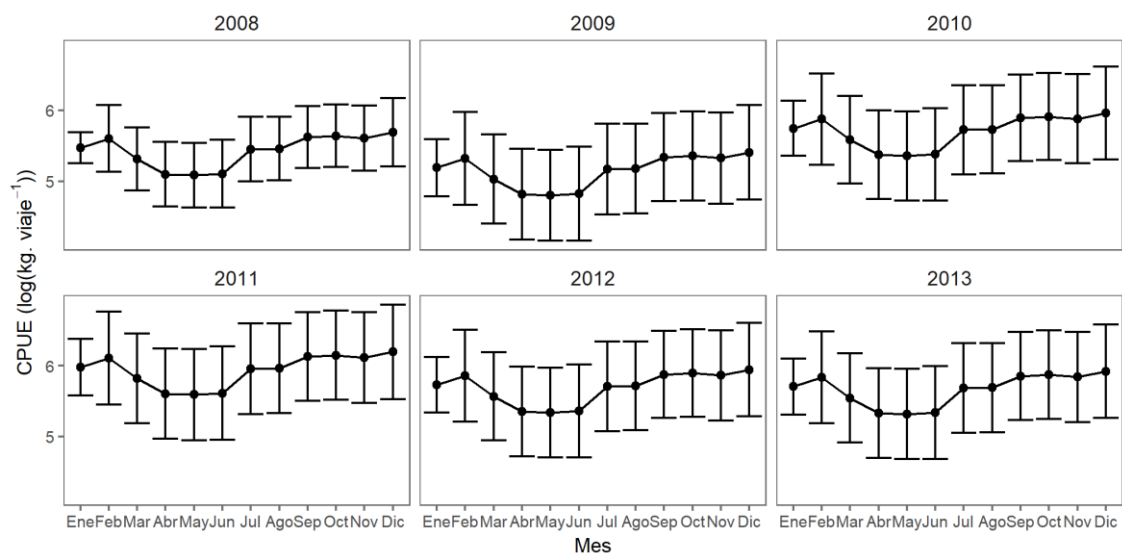


Figura 5.5: CPUE e intervalos de confianza 95% predichos por el mejor de los modelos evaluados, que incluye año y mes como variables explicativas. La CPUE fue medida como captura en kg por viaje y luego transformada logarítmicamente.

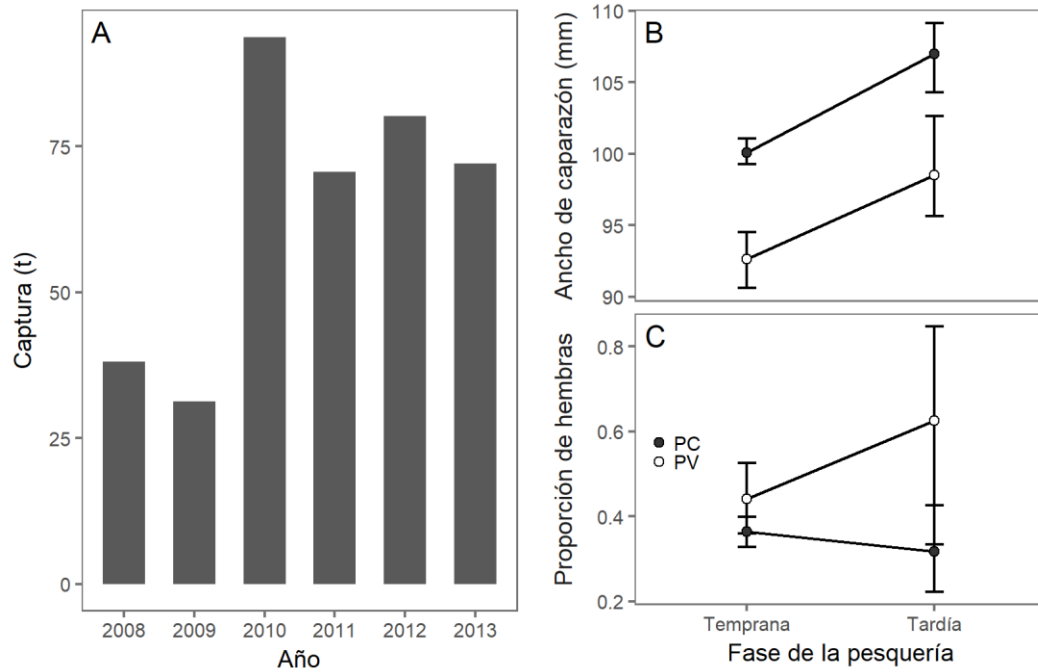


Figura 5.6: A. Capturas anuales de *O. trimaculatus*. B. Ancho de caparazón medio y C. proporción de hembras en las capturas provenientes de Piedras Coloradas (PC) y Punta Villarino (PV), durante la fase temprana (2007-2008) y la tardía (2014) de la pesquería. Las barras de error representan intervalos de confianza de 95%.

Tabla 5,3: Parámetros estimados para las variables explicativas de la variación en la CPUE y límites de sus intervalos de confianza 95% (IC),

Variables explicativas	Parámetro estimado \pm EE	IC	
		Inferior	Superior
Intercepto	5,47 \pm 0,11	5,26	5,69
Año			
2009	-0,28 \pm 0,09	-0,47	-0,10
2010	0,27 \pm 0,09	0,10	0,45
2011	0,51 \pm 0,09	0,32	0,69
2012	0,26 \pm 0,09	0,08	0,43
2013	0,23 \pm 0,09	0,05	0,41
Mes			
Febrero	0,13 \pm 0,13	-0,12	0,39
Marzo	-0,16 \pm 0,12	-0,39	0,07
Abril	-0,37 \pm 0,12	-0,61	-0,14
Mayo	-0,39 \pm 0,12	-0,63	-0,15
Junio	-0,37 \pm 0,13	-0,63	-0,10
Julio	-0,02 \pm 0,12	-0,26	0,22
Agosto	-0,01 \pm 0,12	-0,25	0,22
Septiembre	0,15 \pm 0,11	-0,07	0,37
Octubre	0,17 \pm 0,12	-0,06	0,40
Noviembre	0,14 \pm 0,12	-0,11	0,38
Diciembre	0,22 \pm 0,14	-0,05	0,48

Tabla 5.4: Parámetros estimados para las variables explicativas que describen la variación en (a) la proporción de hembras y (b) el ancho de caparazón de las capturas de *O. trimaculatus* y límites de sus intervalos de confianza 95% (IC). FP: fase de la pesquería, AP: área de pesca, PV: Punta Villarino.

Variable respuesta	Variable explicativa	Parámetro estimado \pm EE	IC	
			Inferior	Superior
(a)				
Proporción de hembras	Intercepto	-0.56 \pm 0.08	-0.72	-0.41
	FP (Tardía)	-0.21 \pm 0.16	-0.53	0.11
	AP (PV)	0.33 \pm 0.10	0.14	0.51
	FP:AP (Tardía: PV)	0.95 \pm 0.27	0.42	1.50
(b)				
Ancho de caparazón	Intercepto	100.15 \pm 0.46	99.26	101.05
	FP (Tardía)	6.56 \pm 0.79	5.03	8.10
	AP (PV)	-7.59 \pm 0.55	-8.66	-6.52

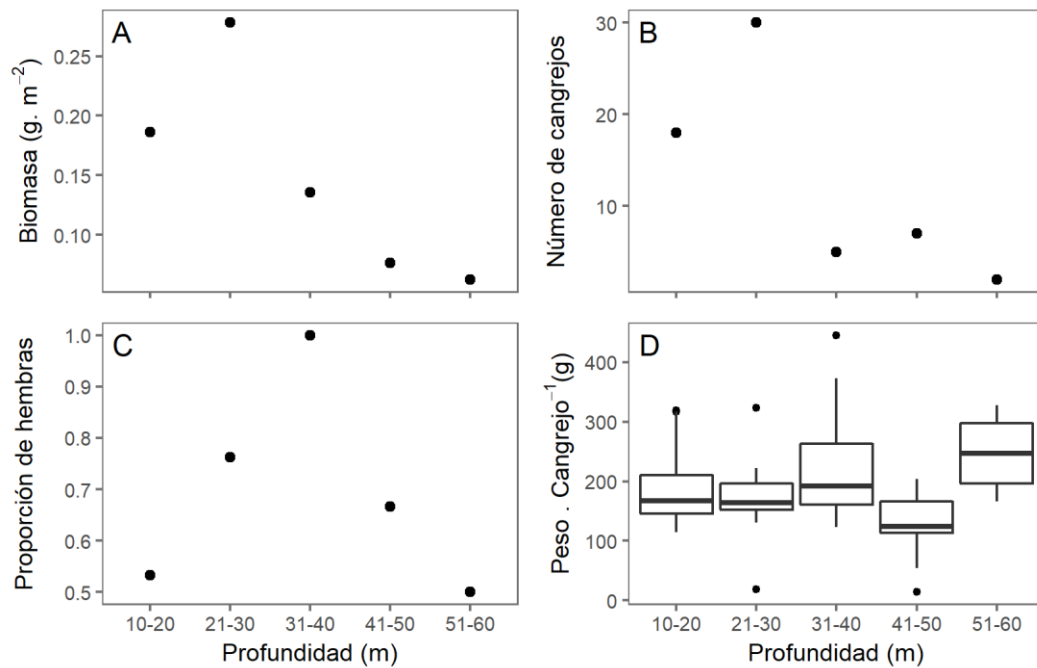


Figura 5.7: Distribución batimétrica de *O. trimaculatus*. A. Biomasa por área. B. Número de individuos capturados. C. Proporción de hembras. D. Peso de la captura de *O. trimaculatus* sobre el número de cangrejos capturados en cada lance. Los box plots muestran medianas y percentiles 10, 25, 75 y 90, los puntos muestran datos por fuera de los percentiles 10 y 90.

5.3.3. Distribución batimétrica de *O. trimaculatus*

La biomasa de cangrejo por área fue mayor a profundidades menores a 30 m. A profundidades mayores, la biomasa disminuyó a medida que aumentó la profundidad (Figura 5.7 A). La captura de *O. trimaculatus* fue baja en términos de número de individuos (Figura 5.7 B). Un total de 62 cangrejos nadadores fue capturados, con una proporción de hembras de 0,68. La proporción de hembras en cada estrato de profundidad fue de alrededor de 0,5, excepto en el estrato de 31-40 m donde la captura consistió de sólo cuatro hembras (Figura 5.7 C). Sin embargo, la proporción de sexos no difirió estadísticamente entre los estratos (prueba exacta de Fisher $P > 0,05$). En el estrato menos profundo, en el que se produce la pesquería, se capturaron 18 especímenes de *O. trimaculatus* y la proporción de sexos no difirió de 1: 1 (prueba de Chi cuadrado $\chi^2 = 0,07$; gl = 1; $P > 0,05$). El peso promedio de los cangrejos fue de 182,3 g (DE = 84,3). No hubo diferencias en el peso de los cangrejos entre los estratos de profundidad (prueba de Kruskal-Wallis $H = 2,05$; gl = 3; $P > 0,05$; Figura 5.7 D).

5.4 DISCUSIÓN

Las principales limitaciones al esfuerzo pesquero sobre el cangrejo en el norte del Golfo San Matías son las características de la flota y de la maniobra de pesca. Las reglamentaciones sobre la captura, por otro lado, no fueron percibidas como restricciones por los patrones. No se encontraron cambios relevantes en la CPUE entre los últimos años o entre áreas de pesca, y la distribución de la especie excede la zona en la que la flota puede operar. Siendo una pesquería pobre en datos y relativamente reciente, la información disponible no es suficiente para llegar a conclusiones sólidas acerca del estado de la misma, pero utilizando métodos alternativos se pudo obtener información para conocer algunos de los factores que condicionan su dinámica.

El viento fue identificado como un factor muy relevante para los pescadores debido a la vulnerabilidad de las lanchas artesanales (que no superan los 10 m de eslora) y a que provoca la disminución de la visibilidad bajo el agua. Sin embargo, no se encontró un efecto directo del viento en el esfuerzo de pesca en la forma en la que fue estimado. Es posible que sin afectar el número de viajes de pesca por mes, el viento tenga otros efectos en la pesquería, o bien que el estimador del efecto de viento usado no fuera adecuado. La principal motivación de los patrones para pescar cangrejo fue su "buen precio". A pesar de esto, el rendimiento de viajes recientes resultó importante para decidir si salir a pescar o no. En otras palabras, la captura esperada, y por lo tanto la retribución económica de la misma, no son siempre lo suficientemente buenas como para compensar los riesgos económicos y físicos, y el trabajo invertido que implica un viaje de pesca. Además, a pesar de que los patrones perciben el precio como su principal motivación, no hay innovaciones técnicas ni proliferación de embarcaciones desde la fase temprana de la pesquería. Pareciera que el precio no es lo suficientemente alto como para permitir un aumento significativo en el esfuerzo de pesca. Sin embargo, se registró una declaración que afirma que "es fácil para mí subir el precio (del cangrejo)", lo cual representa una señal de advertencia para la sustentabilidad del recurso en estas condiciones.

La captura y la CPUE anuales aumentaron después de 2009, lo que puede deberse al proceso de aprendizaje de los pescadores. Después de 2010, no hubo diferencias en la CPUE entre años ni entre áreas de pesca y las capturas también fueron similares. Las series de tiempo aún son cortas para indicar si la pesquería es estable o si la presión de pesca es demasiado alta para sostenerse en el tiempo pero, en comparación con otras pesquerías de cangrejo, la captura anual promedio del Golfo San Matías es relativamente pequeña (e. g. Guillory et al., 2001; Fischer y Wolff, 2006). Además, durante la fase tardía de la pesquería, se capturaron cangrejos más grandes probablemente como respuesta a las demandas del mercado, y en consecuencia, la composición de las capturas terminó siendo más parecida a la esperada por las regulaciones. Aunque como primera medida de manejo, la captura exclusiva de animales grandes puede ser útil, a largo plazo puede afectar la capacidad reproductiva de la población, principalmente si se captura una gran proporción de hembras grandes (Fenberg y Kaustov, 2008). En este sentido, Punta Villarino es probablemente un área de pesca más vulnerable que Piedras Coloradas.

Debido a la escasa captura de *O. trimaculatus* durante las prospecciones bentónicas, la proporción de hembras para cada estrato debe evaluarse con precaución. Teniendo esto en cuenta, no se encontró evidencia de una población estructurada (es decir, segregación por tamaño o sexo), al menos en términos de profundidad. Por lo tanto, no se espera que la parte de la población explotada sea especialmente vulnerable. Además, una fracción importante de la población de cangrejos habita profundidades mayores que las que pueden alcanzar los buzos (más de 20 m). Es posible que esta limitación de profundidad para un buceo seguro produzca un efecto de refugio para la población. En otras pesquerías en el mundo, existen registros de pesca por buceo en hasta 27 m de profundidad (Gorfine y Dixon, 2001; Huchim-Lara et al., 2015), sin embargo, esto no ocurre en el norte de la Patagonia, probablemente debido a las condiciones ambientales (i.e.: aguas frío-templadas, poca penetración de luz). También debe tenerse en cuenta que el uso de cebo podría atraer a los cangrejos de las áreas más profundas, relativizando el posible efecto de refugio.

En la literatura hay pocos registros de pesquerías de flotas pequeñas (hasta 30 embarcaciones) dirigidas a la pesca de cangrejos portúnidos, y por lo tanto, comparables a la pesquería de cangrejo en el Golfo San Matías. En la literatura sólo

se pudieron encontrar tres ejemplos: la pesquería de *Callinectes arcuatus* en el Golfo de Nicoya (Costa Rica; Fischer y Wolff, 2006), la pesquería de *Callinectes sapidus* en el estuario Cananéia-Iguape (Brasil; Mendonça et al., 2010) y la pesquería de *Portunus pelagicus* en la bahía Cockburn Sound (Australia; Johnston et al., 2011). De estas pesquerías, ninguna presenta un buen panorama ya que la primera carece de un mercado adecuado (Fischer y Wolff, 2006), la segunda está decreciendo (Mendonça et al., 2010) y la tercera colapsó. Todas ellas parecen ser sustentables con capturas inferiores a 150 t.y⁻¹, 60% más altas que el rendimiento máximo registrado en la pesquería de cangrejo en el Golfo San Matías. Además, las pesquerías mencionadas anteriormente, así como otras pesquerías importantes de portúnidos, usan redes de enmalle o trampas como método de pesca (e.g. Guillory et al., 2001; Johnston et al., 2011). Por esto, la pesquería del Golfo San Matías es relativamente selectiva, ya que debido al método utilizado sólo se capturan individuos con valor comercial y se evita la mortalidad incidental (e.g. por sobrepoblación en trampas o pesca fantasma; Guillory, 1993). Además, los costos de infraestructura de la pesca por buceo son menores que en la pesca con trampas.

El presente análisis sugiere que el esfuerzo pesquero sobre *O. trimaculatus* en el Golfo San Matías ha sido limitado principalmente por características intrínsecas de la pesquería. Sin embargo, se conocen muchos ejemplos de pequeñas pesquerías que colapsan a pesar de ejercer una presión pesquera relativamente baja (e.g. Defeo y Castilla, 2005; McClanahan et al., 2008). Estas limitaciones, claramente, podrían desaparecer bajo otros escenarios sociales y ambientales. Las medidas de manejo pesquero a menudo han resultado inútiles debido a la falta de comprensión del proceso de toma de decisión de los pescadores y al desconocimiento de los factores que ellos evalúan al explotar un recurso (algunos ejemplos en Salas y Gaertner, 2004). Dada la baja capacidad de ejercer esfuerzo de la flota, una primera aproximación a la regulación de la pesca de *O. trimaculatus* podría ser limitar el número de permisos (control de entrada), en lugar del esfuerzo de cada embarcación (control de salida), como se ha hecho en otras pequeñas pesquerías en las que el esfuerzo de cada embarcación es limitado por otras razones (Christensen y Raakjær, 2006). Esto implica que no sería necesario imponer cambios a la forma en la que los pescadores trabajan, lo cual es una ventaja en términos de gestión. Por el contrario, sería mejor generar regulaciones que aseguren el mantenimiento de la

pequeña escala de la flota y promuevan técnicas seguras de buceo como método de pesca, para restringir el esfuerzo y mejorar el estado de conservación de la pesquería. Más allá de esto, en condiciones de gran incertidumbre en términos políticos, de mercado y de variabilidad climática, el monitoreo del ecosistema pesquero y de indicadores de pesca específicos, relacionados con el esfuerzo pesquero, es imprescindible.

Capítulo 6: Distribución y disponibilidad de *O. trimaculatus* para la pesquería.

6.1 INTRODUCCIÓN

Conocer la distribución espacial de las especies y las comunidades es un prerequisite esencial para encarar problemas de conservación y manejo (Reiss et al., 2011). En el ambiente marino, generalmente la información que se consigue es fragmentada debido a las dificultades que el medio impone para acceder a la fauna y lograr su monitoreo. Es por esto que los métodos predictivos se volvieron una herramienta esencial para superar el problema de la dificultad de acceso a los datos en si (Guisan y Zimmermann, 2000).

El manejo de los sistemas marinos está atravesando un proceso de cambio con un aumento en el uso de herramientas que dependen de información espacial como las áreas marinas protegidas, la planificación espacial y el enfoque ecosistémico (Babcock et al., 2005; Jennings, 2005). Como consecuencia, la necesidad de mapas de distribución de peces y de fauna bentónica también aumenta (Maxwell et al., 2009). El llamado a mejorar el manejo de pesquerías a través de un enfoque ecosistémico (e.g. FAO, 2016) promovió la realización de investigaciones que utilizan modelos de distribución de especies para predecir su distribución, particularmente en especies de interés comercial, algunos de los cuales ya resultaron efectivos (e.g. Eastwood et al., 2003; Hedger et al., 2004). Sin embargo, pocos estudios aplicaron modelos de distribución de especies para predecir la distribución de invertebrados bentónicos marinos (sin embargo, ver Gogina et al., 2010; Gogina y Zettler, 2010).

El modelado predictivo de hábitat o especies es el análisis estadístico formal de las relaciones entre la ocurrencia de un organismo (típicamente presencia-ausencia) y factores ambientales cuantificables (Guisan y Zimmermann, 2000). Estos modelos permiten definir relaciones predictivas, por lo que pueden aplicarse a zonas por

fuera del área de muestreo pero con condiciones físicas y climáticas similares, para producir mapas de probabilidad de ocurrencia (Holmes et al., 2008). En el ambiente marino, generalmente se utilizan incorporando como predictores variables físicas (e.g. Eastwood et al., 2003; Reiss et al., 2011). Sin embargo, la distribución de las especies no está únicamente determinada por variables ambientales (Paine, 2010) y la comunidad científica llama a la inclusión y cuantificación de interacciones interespecíficas, para los estudios de distribución de especies (Paine, 2010; Zarnetske et al., 2012).

El objetivo de este capítulo es generar un modelo predictivo de la presencia y abundancia de *Ovalipes trimaculatus* previa al inicio de la actividad pesquera bajo la hipótesis de que su distribución depende de variables ambientales (profundidad y tipo de sustrato) y biológicas (disponibilidad de presas). Posteriormente se comparará el modelo de distribución con las áreas de pesca de la especie para analizar las potencialidades de la actividad.

6. 2 MATERIALES Y MÉTODOS

En junio de 2006 (aproximadamente un año antes de que comenzara la pesca sobre *O. trimaculatus*) se muestrearon 200 estaciones en el norte del GSM en un rango de profundidad de 10 a 60 m utilizando una rastra de 1.6 m de ancho de boca (ver Narvarte et al., 2011 para las características detalladas de la rastra). Cada lance fue registrado con GPS de forma que se obtuvo la distancia recorrida por la rastra, y con ella, el área barrida. Se registró también la profundidad de calado. Si la red levantaba parte del sustrato se registraba el tipo de sustrato. Para cada lance se pesó la captura de cada especie. Para el análisis sólo se tuvieron en cuenta aquellos lances en los que se registró alguna captura ya que se consideró que si la red volvía totalmente vacía era muy probable que no hubiera calado adecuadamente. Se identificaron 72 especies como presas potenciales de *O. trimaculatus*, de acuerdo a lo concluido en los capítulos 1 y 3 de esta tesis. Para cada lance se sumó la biomasa capturada de estas especies y se la dividió por el área barrida por la rastra como indicador de la disponibilidad de presas de *O. trimaculatus*. Se decidió usar esta aproximación debido a que, por ser un consumidor generalista, no se espera que la abundancia de

O. trimaculatus cambie como respuesta a la abundancia de un tipo de presa en particular, sino más bien frente a la disponibilidad de presas en su conjunto.

Se complementó el registro de tipo de sustrato con información publicada por el Servicio de Hidrografía Naval Argentino (1974). El mapa de sedimentología del Golfo San Matías fue incorporado a un sistema de información geográfica (GIS por sus siglas en inglés) y cruzado con las posiciones de los lances de forma de obtener información del tipo de fondo que no pudo ser tomada *in situ*. Se utilizó un mapa de bits o mapa ráster con píxeles de 0,01° de lado para conocer la profundidad en toda la extensión del Golfo San Matías (Schneider, 2009; Svendsen, 2013).

Se evaluó la hipótesis de que la distribución de *O. trimaculatus* depende de la profundidad, el tipo de sustrato y la disponibilidad de presas a través de un modelo delta-gamma (Shelton et al., 2014). Este tipo de modelos es común en pesquerías donde generalmente los datos tienen una distribución inflada en ceros, e interesa estudiar, además de los patrones de presencia-ausencia, la distribución de la densidad que es una variable continua (Maunder y Punt, 2004; Shelton et al., 2014). Para lograrlo se modelan por separado la *probabilidad de presencia* y la *densidad* de la especie de interés, y luego para predecir la abundancia más probable se multiplican los resultados de cada parte del modelo.

Es así que la *presencia* de *O. trimaculatus* se modeló a través de un modelo lineal generalizado con distribución binomial del error y función de enlace logit y la *densidad* se modeló a través de un modelo lineal generalizado con distribución gamma del error y función de enlace logarítmica⁴. En el caso de la densidad se utilizó como variable respuesta la biomasa de *O. trimaculatus* por área barrida en g. m⁻². En ambos casos los modelos se entrenaron con el 70% de los datos de forma tal de poder usar el 30% restante para ponerlos a prueba *a posteriori*. Se evaluaron el modelo global y todos los modelos anidados (8 para cada caso, Tabla 6.1) a través del $\Delta AICc$. La probabilidad relativa de que un modelo específico sea el más adecuado se evaluó con el peso de AICc de cada modelo (w_i). Se calcularon los intervalos de

⁴ La distribución binomial es aquella con la que se caracterizan datos del tipo 0 – 1, razón por la cual se utilizó para el análisis de presencia – ausencia. La distribución gamma, en cambio, se utiliza para variables continuas estrictamente mayores a cero (Zuur, 2009).

confianza 95% de los parámetros estimados considerándose que aquéllos que incluyeran el cero no tienen un efecto relevante.

La precisión del modelo de presencia se evaluó a través del área bajo la curva característica operativa del receptor (AUC, por sus siglas en inglés) utilizando el 30% de los datos que no fue utilizado para modelar. El AUC representa la relación entre sensibilidad y proporción de falsos positivos. El AUC varía entre 0 y 1; valores superiores a 0,9 indican una predicción excelente, entre 0,7 y 0,9 indica predicción buena, inferior a 0,7 indica predicción pobre e inferior a 0,5 indica una predicción no mejor que al azar (Hosmer et al., 2013). El AUC es considerada una medida altamente efectiva para evaluar el desempeño de modelos de distribución de especies debido a que no requiere un umbral específico (probabilidad de presencia a la que se considera que habrá presencia) y es independiente de la prevalencia, es decir de la proporción de presencias esperadas (McPherson et al., 2004).

Se generaron mapas para la probabilidad de presencia y abundancia más probable de *O. trimaculatus* para el Golfo San Matías. Se extrapolaron los modelos a toda la extensión del golfo, entre las isobatas de 10 y 60 m de profundidad (profundidades entre las que se llevó a cabo el muestreo). El mapa de la distribución de la especie se comparó con las áreas de pesca de cangrejo nadador descritas en el Capítulo 5.

Tabla 6.1: Resumen de los resultados de la selección de modelos para explicar la presencia de *O. trimaculatus* en relación a la profundidad (Prof), el tipo de sustrato (Sust) y la disponibilidad de presas (Pres). k es el número de parámetros estimados. Los modelos se muestran en orden decreciente de importancia.

Variable respuesta	Modelos candidatos	k	AICc	$\Delta AICc$	w_i
(a)					
Presencia de <i>O. trimaculatus</i> (N=72)	Prof Sust	5	112,2	0,00	0,512
	Prof Sust Pres	6	112,4	0,19	0,466
	Prof	2	120,1	7,88	0,010
	Prof Pres	3	120,6	8,40	0,008
	Sust Pres	5	123,4	11,22	0,002
	Pres	2	123,6	11,44	0,002
	Modelo nulo	1	126,0	13,80	0,001
	Sust	4	128,0	15,77	0,000
(b)					
Densidad de <i>O. trimaculatus</i> (N=26)	Prof	3	-242,4	0,00	0,343
	Modelo nulo	2	-241,3	0,81	0,229
	Prof Sust	6	-240,8	1,65	0,151
	Prof Pres	4	-239,8	2,59	0,094
	Sust	5	-239,3	3,12	0,072
	Pres	3	-239,2	3,18	0,070
	Prof Sust Pres	7	-237,1	5,27	0,025
	Sust Pres	6	-236,3	6,11	0,016

6.3 RESULTADOS

Se analizaron 168 lances de 342; 101 m² (media; DE) de área barrida. En 38 de estos lances se capturó al menos 1 individuo de *O. trimaculatus* (Figura 6.1). Los lances se realizaron a profundidades entre 12 y 58 m y se hallaron 4 tipos de fondo: arena, limo, arena limosa y grava. En unos pocos lances (15, no considerados entre los 168) se hallaron fondos rocosos o de conchilla, pero debido a la baja representación de este tipo de fondo los datos fueron removidos del análisis. Las presas de *O. trimaculatus* (considerado como un conjunto) se encontraron en todos los lances, con una biomasa de 7,95; 8,92 g.m⁻² (media; DE).

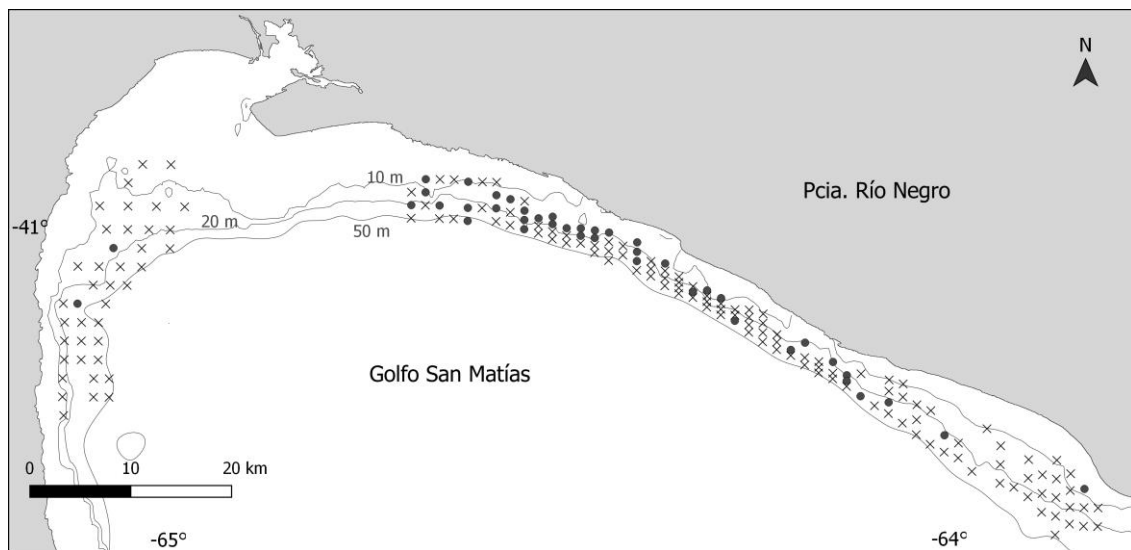


Figura 6.1: Prospección bentónica al norte del Golfo San Matías. Los círculos negros indican captura de *Ovalipes trimaculatus*, las cruces indican ausencia de *O. trimaculatus* en la captura.

La presencia de *O. trimaculatus* resultó dependiente de la profundidad y del tipo de sustrato, pero no se halló relación con la abundancia del conjunto de presas disponibles. El limo y la arena limosa benefician la presencia de *O. trimaculatus*, mientras que la grava es el sustrato en el que es menos probable hallar la especie (Tabla 6.2 a). En cuanto a la profundidad, a medida que ésta aumenta, la probabilidad de presencia de *O. trimaculatus* disminuye (Tabla 6.2 a). El AUC resultó de 0,76 con un intervalo de confianza de 95% de 0,60 a 0,91, por lo que se considera que el modelo es bueno para predecir la presencia de *O. trimaculatus*.

Tabla 6.2: Parámetros estimados para las variables explicativas que describen la variación en (a) la probabilidad de presencia de *O. trimaculatus* y (b) su densidad en los sitios en los que está presente, y límites de sus intervalos de confianza 95% (IC).

Variable respuesta	Variables explicativas	Parámetro estimado ± EE	IC	
			Inferior	Superior
(a)				
Presencia de <i>O. trimaculatus</i>	Intercepto	2,28 ± 0,89	0,59	4,14
	Sustrato			
	Arena	-2,13 ± 0,71	-3,60	-0,80
	Grava	-1,37 ± 0,84	-3,17	0,20
	Limo	0,25 ± 0,65	-1,03	1,54
	Profundidad	-0,09 ± 0,02	-0,14	-0,04
(b)				
Densidad de <i>O. trimaculatus</i>	Intercepto	-4,94	-5,42	-4,46
	Profundidad	-0,02	-0,03	0,00

La única variable que tuvo alguna relación con la densidad de *O. trimaculatus* fue la profundidad, pero el intervalo de confianza del parámetro estimado incluyó al cero, es decir que se observó un efecto muy marginal y no es posible distinguirlo del nulo (Tabla 6.2 b). Por esta razón se descartó el efecto de esta variable. Esto resultó en que ninguna de las variables evaluadas tuvo relación con la densidad de *O. trimaculatus*. La densidad promedio predicha de la especie en el área a la que se extrapoló el modelo fue de 645 g.km⁻², y la mayor densidad que se espera en el golfo es de 4307 g.km⁻².

Según el modelo desarrollado en este capítulo, las densidades más altas de *O. trimaculatus* se hallan en la costa norte del golfo donde la profundidad es baja y la sedimentología fina (Figura 6.2). Esta región coincide con una de las áreas de pesca de la especie. Los pescadores usan las zonas de alta densidad más cercanas a la ciudad de San Antonio Oeste. En la región de la boca de la Bahía San Antonio también se predicen densidades comparativamente altas, sin embargo esta región no es aprovechada a pesar de su cercanía a la ciudad. El área de pesca cercana a la costa oeste, en cambio, se encuentra en una zona en la que la densidad predicha es relativamente baja.

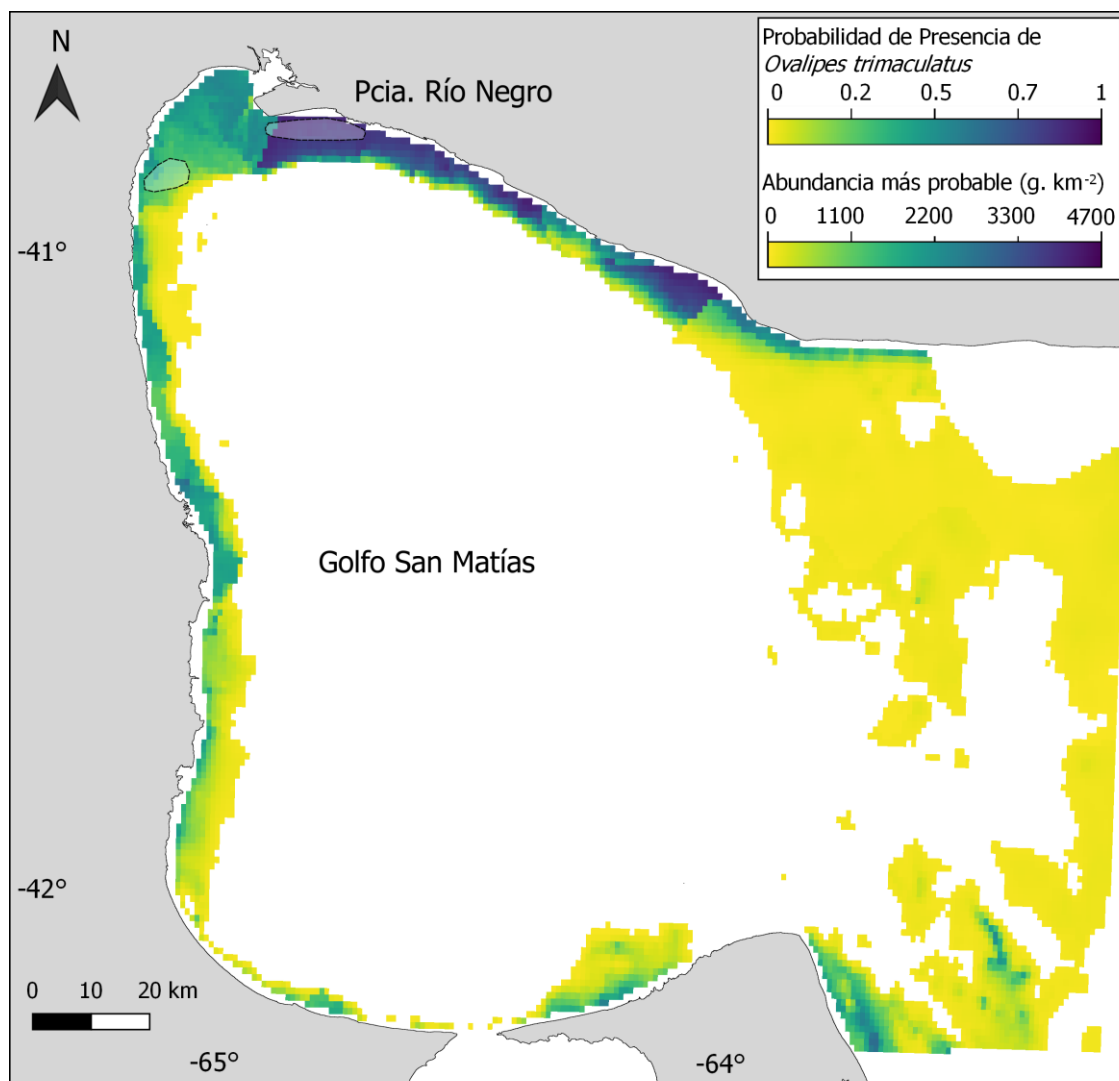


Figura 6.2: Mapa indicando la probabilidad de presencia de *Ovalipes trimaculatus* y su densidad más probable en el Golfo San Matías. Como no se encontró relación entre las variables evaluadas y la densidad de la especie, la probabilidad de presencia es proporcional a la abundancia más probable, y por lo tanto los mapas coinciden. El modelo fue extrapolado entre profundidades de 10 a 60 m en las áreas en las que el sustrato fuera alguno de los evaluados. Las áreas marcadas al norte con líneas punteadas son las zonas de pesca utilizadas entre 2007 y 2015.

6.4 DISCUSIÓN

De acuerdo al modelo desarrollado, la distribución de *O. trimaculatus* en el norte del Golfo San Matías resultó afectada por variables físicas pero no por la abundancia de presas. Se consiguió un modelo predictivo adecuado para la zona norte del Golfo San Matías y se lo extrapoló a otras zonas del golfo con características similares (Guisan y Zimmermann, 2000). Obviamente, por fuera del polígono determinado

por la zona de muestreo la certeza de la predicción es menor. Sin embargo, es adecuada como una primera aproximación. Los sistemas naturales son demasiado complejos y heterogéneos para ser predichos por un único modelo de forma precisa en todas las escalas de tiempo y espacio (Guisan y Zimmermann, 2000). La distribución de las especies está siempre influenciada por un número desconocido de factores dependientes entre sí que interactúan de forma desconocida en el espacio (Lobo et al., 2008). Sin embargo, una prospección de todo el golfo para conocer la distribución del recurso cangrejo nadador supondría un costo altísimo, sobre todo en relación a la pequeña escala de la pesquería en cuestión. Esto es así al punto que los mismos pescadores no arriesgan horas de navegación para encontrar nuevas áreas de pesca, tal como se comentó en el capítulo anterior. En este escenario, el mapa obtenido en el presente trabajo podría ser aprovechado como una herramienta de manejo (Maxwell et al., 2009) en caso de aplicarse planeamiento espacial y siempre teniendo en cuenta las limitaciones que se discuten más adelante en esta sección.

La profundidad es un estimador indirecto de diferentes variables ambientales, entre ellos la temperatura. Muchos estudios encuentran que la temperatura es una variable relevante para la distribución de especies y comunidades bentónicas (e.g. Maxwell et al., 2009; Reiss et al., 2011). Es importante reconocer que los modelos de distribución estudian correlaciones, por lo que no revelan relaciones de causa-efecto entre las variables ambientales y las especies de interés. Variables como la profundidad pueden resultar especialmente útiles para una aproximación correlacional, pero para predecir de manera confiable los cambios de distribución a partir de cambios en el ambiente las relaciones de causa y efecto deben ser entendidas mejor (Reiss et al., 2011). Desde la obtención de los datos de este capítulo varios aspectos ecológicos del Golfo San Matías han cambiado considerablemente. La abundancia de otros crustáceos aumentó de forma notoria: desde 2013 existe de forma sostenida una pesquería industrial sobre el langostino *Ploeticus muelleri*, especie que antes sólo se hallaba de forma ocasional. También aumentó la abundancia de la langostilla *Munida gregaria*, como en otras zonas del mar patagónico (Diez et al., 2016; Ravalli et al., 2016). Las fluctuaciones en la abundancia de estas especies son indicadores, directos o indirectos, de cambios en el ecosistema que pueden afectar también la distribución de *O. trimaculatus*. Por

otro lado la misma pesquería sobre el cangrejo es un cambio importante para la especie, ya que no sólo afecta de forma directa la abundancia de la especie por la remoción de sus individuos, sino que también introduce al sistema materia orgánica en puntos específicos en forma de cebo para los animales (ver Capítulo 5). Este proceso posiblemente afectó la distribución de la especie en el área de pesca al oeste del golfo, haciéndola más rentable que lo esperado por el modelo desarrollado en este capítulo.

No se encontró relación entre la distribución de *O. trimaculatus* y la disponibilidad de especies presa. Es posible que esto se deba al uso del hábitat que hace *O. trimaculatus*, como se describió en el Capítulo 4. Utilizar la abundancia de presas como predictor de la abundancia de un depredador supone que la accesibilidad a las presas, y por lo tanto la dependencia trófica de la distribución, es uniforme en todos los sitios en los que consumidor y recurso co-ocurren (Trainor y Schmitz, 2014). Este supuesto puede no ser realista en algunos casos, por ejemplo cuando la abundancia de un recurso no refleja la probabilidad de que el consumidor lo encuentre y capture exitosamente (Trainor y Schmitz, 2014). En mamíferos terrestres, por ejemplo, se observó cómo la distribución esperada de una especie cambia significativamente al incluir información espacialmente explícita de las interacciones entre depredador y presa (Trainor et al., 2014). Para incluir esta información es necesario cuantificar espacialmente las interacciones tróficas entre especies y las condiciones biofísicas asociadas. Por supuesto conseguir este tipo de información en ambientes submareales no es trivial. Por otro lado, los factores que afectan la capturabilidad en ambientes terrestres suelen ser la topografía y la vegetación (e.g. Kertson et al., 2011; Trainor et al., 2014) mientras que en ambientes marinos de sustratos blandos y poco vegetados (como es el área de estudio) estos condicionamientos son menos conocidos. Como se argumentó en el Capítulo 4, es posible que *O. trimaculatus* haga un uso particionado de su hábitat, alimentándose principalmente sobre sustratos rocosos, sobre los que las rastras no pueden trabajar. Además, la distribución en parches de este tipo de sustrato en el golfo hace que no se disponga de mapas que reflejen adecuadamente su distribución. Adicionalmente, podría argumentarse que la independencia de *O. trimaculatus* a la abundancia de sus presas se debe a que las presas más pequeñas o infaunales no son eficientemente capturadas por la rastra. Sin embargo, la densidad de biomasa

hallada en los fondos blandos evaluados se encuentra en el mismo rango que la biomasa hallado para fondos arenosos en el Capítulo 4.

A partir de estos resultados se puede concluir que la costa norte del Golfo San Matías es la zona que presenta las características más apropiadas para la ocurrencia de *O. trimaculatus*. Una de las áreas de pesca coincide con esta zona de mayor densidad, particularmente en la región más cercana a la ciudad de San Antonio Oeste. Esta coincidencia es lógica y habla del conocimiento que tienen los pescadores de la región. Acceder a la zona este de la costa norte del Golfo es más complicado y oneroso. Puede hacerse por tierra, a través de la Ruta Provincial 1, de ripio y en mal estado, con zonas que quedan completamente cubiertas por la arena; o por mar, pero con mayor tiempo de navegación, y por lo tanto riesgos más caros de costear. Por otro lado, el área de pesca de la costa oeste se encuentra en una zona en la que se predice una densidad de *O. trimaculatus* más baja. Esto no era lo esperado, porque el cangrejo es el recurso principal de los pescadores que utilizan esa área (Capítulo 5), pero como se discutió previamente, es posible que la misma actividad pesquera haya cambiado la distribución de la especie en esa zona. Por último, es llamativa el área de la boca de la Bahía que presenta alta densidad, muy cercana a la ciudad, pero que no es aprovechada como zona de pesca. Es posible que se deba a que se trata de una zona de pendiente muy suave que queda descubierta dos veces al día durante la baja mar, con un intermareal de aproximadamente 2 km de largo. Además, esta zona es sitio prioritario de conservación en el ámbito del Área Natural Protegida Bahía San Antonio, por lo que la bajada de lanchas artesanales no está permitida.

Las densidades predichas por el modelo fueron bajas. En un viaje promedio de pesca se capturan ~300 kg de cangrejo, por lo que estaría agotando 500 km² de cangrejo cada día, esto sería insostenible en el tiempo. En el análisis, los sitios en los que no se capturó *O. trimaculatus* fueron considerados como ausencias verdaderas. Sin embargo, ausencia de evidencia no es evidencia de ausencia. Es posible realizar un modelo más complejo que incluya alguna medida de capturabilidad de la especie. Si una medida de capturabilidad es necesaria, entonces incluso donde *O. trimaculatus* fue capturado, probablemente su densidad sea mayor que la predicha por el modelo. Además, es posible que la capturabilidad cambie entre profundidades y sustratos, interactuando con los resultados, por lo que no podrían ser considerados

proporcionales a los obtenidos. Los modelos pueden ser tan complejos como la realidad misma, pero entonces, de qué servirían? (Suarez, 1658).

En conclusión, el presente modelo de distribución de *O. trimaculatus* tiene muchos puntos de incertidumbre y es más confiable en la región norte del golfo, donde los puntos de muestreo fueron tomados, que en el resto del golfo. Como contraparte, es un modelo que con pocas variables logra un poder de predicción bueno para el norte de Golfo, donde ocurre la actividad pesquera. Una y otra vez, al desarrollar herramientas de manejo nos encontramos frente a la incertidumbre que imponen los sistemas naturales, y las herramientas disponibles nunca parecen ser lo suficientemente buenas o precisas. Una predicción sólo puede ser tan buena como los datos que la alimentan, pero en los sistemas que generan poca ganancia hay pocos recursos para generar buenos datos. Este mapa es una primera aproximación sobre la que trabajar. En el futuro este modelo podría mejorarse con nuevas prospecciones, luego de 9 años de pesca sobre el cangrejo nadador, midiendo temperatura in situ, e incorporando mapas más detallados de la composición del sustrato del bentos.

Capítulo 7: Discusión general y conclusiones

El objetivo principal de este trabajo de tesis fue evaluar la estrategia de alimentación del cangrejo *Ovalipes trimaculatus* en el norte del Golfo San Matías, bajo la hipótesis general de que ésta incide en su distribución y afecta su disponibilidad para la pesquería. Se logró identificar el tipo de dieta y las principales presas de la especie así como sus principales ambientes de alimentación. Sin embargo, no se logró encontrar una dependencia directa entre la distribución de *O. trimaculatus* y la distribución de sus presas. En cuanto a la pesquería, la actividad está limitada por las características de la flota y del método de pesca: las lanchas presentan una autonomía limitada y al ser una pesquería por buceo, éste puede ser seguro sólo a las bajas profundidades en las que opera la pesquería. A continuación se detallan las conclusiones más importantes de los tópicos abordados en los distintos capítulos.

O. trimaculatus no resultó ser un depredador voraz, contrariamente a otras especies de su género. La tasa de evacuación y el número de estómagos vacíos muestran que su digestión es relativamente lenta y su tasa de ingesta es relativamente baja. Se hallaron cambios estacionales en la composición de la dieta y en la distribución de estómagos con distintos niveles de repleción, pero no se hallaron cambios en la tasa de evacuación con la temperatura. Queda abierta la pregunta de si esto se debe a cambios en la disponibilidad de alimento entre estaciones, o tal vez a cambios estacionales propios del ciclo de vida. Sin embargo, se pudo confirmar que es una especie carnívora-carroñera y generalista, y que las estructuras del molinillo gástrico poseen las características típicas de los decápodos con este tipo de dieta.

Los resultados previos se complementaron con el análisis de isótopos estables de C y N de *O. trimaculatus* y sus presas, a través del cual se concluyó que la mayoría de las presas de *O. trimaculatus* no se encuentran en el ambiente que se asocia normalmente al cangrejo, sino en fondos rocosos cercanos. Considerando que no hay registro de *O. trimaculatus* sobre fondos rocosos, se presume que esta especie

forrajea principalmente de noche, tal como ocurre en otras especies de *Ovalipes*. Que los cangrejos se estén alimentando de la comunidad de fondos rocosos, trae consecuencias en términos de flujo de materia y energía. Antes de este trabajo, se habría pensado que los efectos de la remoción de *O. trimaculatus* por la pesquería afectaría a través de enlaces tróficos a la comunidad de fondos blandos. Sin embargo, si *O. trimaculatus* se alimenta en fondos rocosos, el efecto de la remoción de este depredador actuará sobre la comunidad del bentos rocoso.

El uso de cebo por parte de la pesquería estaría generando nuevos parches de forrajeo en la matriz arenosa usada como zona de refugio. Es poco probable que la población de *O. trimaculatus* esté subsidiada por la incorporación de cebo de forma directa: aunque no todos los animales que se acercan al cebo son capturados, si un individuo repite esta acción una y otra vez, la probabilidad de que sea capturado aumenta. Permanece la pregunta de qué efecto tiene la introducción de cebo sobre el resto de la comunidad bentónica de fondo blando.

En el Capítulo 5 se describieron la pesquería y su evolución desde sus inicios. También se registraron las perspectivas de los propios pescadores sobre la actividad. Pudo conocerse cuáles son sus motivaciones y cuáles las limitaciones al momento de salir a pescar cangrejo. Se encontró que, por el momento, la pesquería no presenta síntomas de agotamiento y es limitada en términos de esfuerzo. También, que la profundidad a la que *O. trimaculatus* es más abundante supera la profundidad a la que los buzos acceden. Sin embargo, analizando los datos con mayor detalle en el Capítulo 6 se halló que en términos generales la densidad de *O. trimaculatus* disminuye a medida que aumenta la profundidad. Por lo tanto, el efecto de refugio que se genera a partir de la combinación de la distribución batimétrica de *O. trimaculatus* y la profundidad que alcanzan los buzos sería limitado.

Los resultados de los capítulos 2, 4 y 6 se apoyan mutuamente, y todos apuntan a que *O. trimaculatus* no es un depredador muy voraz, y que de las variables que afectan su distribución, la abundancia de presas no es la más relevante. El tipo de ambiente en el que se predice abundancia de *O. trimaculatus* es coincidente con las características ambientales de los sitios de pesca y que los pescadores reconocen. En particular, los pescadores buscan a los cangrejos en donde su abundancia es alta, y la distancia desde su casa corta. Como se comentó en el Capítulo 6, los ambientes

en los que es más probable encontrar una especie no son necesariamente aquéllos en los que la especie más probablemente se alimenta. A mayor escala, es claro que debe haber coincidencia espacial entre depredadores y presas, pero teniendo los depredadores buena movilidad, los cambios en la abundancia de las presas no se observan directamente en la distribución de los primeros. Además, siendo *O. trimaculatus* una especie generalista, pareciera que cualquier pequeño animal es una presa potencial, por lo que su distribución no debiera estar muy constreñida por la comunidad que lo rodea, siempre que haya suficiente biomasa para mantener la población.

Lic. Paula de la Barra

Autora

Dra. Maite Narvarte

Directora

Referencias

- Ahrens, R.N.M., Walters, C.J., Christensen, V., 2012. Foraging arena theory. *Fish Fish.* 13, 41–59.
- Allardyce, B.J., Linton, S.M., 2010. Functional morphology of the gastric mills of carnivorous, omnivorous, and herbivorous land crabs. *J. Morphol.* 271, 61–72.
- Alvarez, J., Véliz, C., Meruane, J., 2009. Estados del ciclo de muda de la jaiba nadadora *Ovalipes trimaculatus* (de Haan, 1833) basados en observaciones de la morfología externa. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 44, 217–225.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26, 32–46.
- Anderson, M.J., Walsh, D.C., 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? *Ecol. Monogr.* 83, 557–574.
- Anderson, M.J., Willis, T.J., 2003. Canonical Analysis of Principal Coordinates: A Useful Method of Constrained Ordination for Ecology. *Ecology* 84, 511–525.
- Arana, P.M., 2000. Pesca exploratoria con trampas alrededor de las islas Robinson Crusoe y Santa Clara, archipiélago de Juan Fernández, Chile. *Investig. Mar.* 28, 39–52.
- Babcock, E.A., Pikitch, E.K., McAllister, M.K., Apostolaki, P., Santora, C., 2005. A perspective on the use of spatialized indicators for ecosystem-based fishery management through spatial zoning. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 469–476.
- Barbini, S.A., Lucifora, L.O., 2016. Big fish (and a smallish skate) eat small fish: diet variation and trophic level of *Sympterygia acuta*, a medium-sized skate high in the food web. *Mar. Ecol.* 37, 283–293.
- Barshaw, D.E., Able, K.W., 1990. Deep burial as a refuge for lady crabs *Ovalipes ocellatus*: Comparisons with blue crabs *Callinectes sapidus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 66, 75–79.
- Bernot, R.J., Turner, A.M., 2001. Predator identity and trait-mediated indirect effects in a littoral food web. *Oecologia* 129, 139–146.
- Bolker, B.M., 2008. Ecological models and data in R. Princeton University Press.
- Bondad-Reantaso, M.G., Subasinghe, R.P., Josupeit, H., Cai, J., Zhou, X., 2012. The role of crustacean fisheries and aquaculture in global food security: Past, present and future.

- J. Invertebr. Pathol., Diseases in Aquatic Crustaceans: Problems and Solutions for Global Food Security 110, 158–165.
- Boschi, E.E., 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomátopodos y decápodos marinos de Argentina. Frente Marít. 10, 84.
- Boschi, E.E., 1997. Las pesquerías de crustáceos decápodos en el litoral de la República Argentina. Investig. Mar. 25, 19–40.
- Brösing, A., 2010. Recent developments on the morphology of the brachyuran foregut ossicles and gastric teeth. Zootaxa 2510, 1–44.
- Brösing, A., Richter, S., Scholtz, G., 2007. Phylogenetic analysis of the Brachyura (Crustacea, Decapoda) based on characters of the foregut with establishment of a new taxon. J. Zool. Syst. Evol. Res. 45, 20–32.
- Brösing, A., Türkay, M., 2011. Gastric teeth of some thoracotreme crabs and their contribution to the brachyuran phylogeny. J. Morphol. 272, 1109–1115.
- Burnham, K.P., Anderson, D., 2004. Model selection and multi-model inference. Springer New York, New York.
- Caine, E.A., 1974. Feeding of *Ovalipes guadulpensis* (Saussure) (Decapoda: Brachyura: Portunidae), and morphological adaptations to a burrowing existence. Biol. Bull. 147, 550–559.
- Caine, E.A., 1975. Feeding and masticatory structures of selected Anomura (Crustacea). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 18, 277–301.
- Cannicci, S., Dahdouh-Guebas, F., Dyane, A., Vannini, M., 1996. Natural diet and feeding habits of *Thalamita crenata* (Decapoda: Portunidae). J. Crust. Biol. 16, 678–683.
- Cannicci, S., Gomei, M., Boddi, B., Vannini, M., 2002. Feeding habits and natural diet of the intertidal crab *Pachygrapsus marmoratus*: opportunistic browser or selective feeder? Estuar. Coast. Shelf Sci. 54, 983–1001.
- Careddu, G., Calizza, E., Costantini, M.L., Rossi, L., 2017. Isotopic determination of the trophic ecology of a ubiquitous key species –The crab *Liocarcinus depurator* (Brachyura: Portunidae). Estuar. Coast. Shelf Sci. 191, 106–114.
- Cartes, J.E., Abelló, P., Lloris, D., Carbonell, A., Torres, P., Maynou, F., Sola, L.G. de, 2002. Feeding guilds of western Mediterranean demersal fish and crustaceans: an analysis based in a spring survey. Sci. Mar. 66, 209–220.
- Ceccaldi, H.J., 2006. The digestive tract: anatomy, physiology and biochemistry. Treatise Zool. Taxon. Biol. Crustac. 2, 85–203.
- Christensen, A.-S., 2009. Conflict and Complementarity: An empirical study of conflicts between Danish fishermen and fisheries management aiming to develop an

- interdisciplinary framework to understand and mitigate conflicts in fisheries (Tesis doctoral). Aalborg Universitet.
- Christensen, A.-S., Raakjær, J., 2006. Fishermen's tactical and strategic decisions: a case study of Danish demersal fisheries. *Fish. Res.* 81, 258–267.
- Clark, M.E., Wolcott, T.G., Wolcott, D.L., Hines, A.H., 1999. Foraging and agonistic activity co-occur in free-ranging blue crabs (*Callinectes sapidus*): observation of animals by ultrasonic telemetry. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 233, 143–160.
- Cochran, D.M., 1935. The skeletal musculature of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun. *Smithson. Misc. Collect.* 92, 1–76.
- Cohen, J.E., 1994. Marine and continental food webs: three paradoxes? *Phil Trans R Soc Lond B* 343, 57–69.
- Cohen, J.E., Beaver, R.A., Cousins, S.H., DeAngelis, D.L., Goldwasser, L., Heong, K.L., Holt, R.D., Kohn, A.J., Lawton, J.H., Martinez, N., 1993. Improving food webs. *Ecology* 74, 252–258.
- Creswell, P.D., Marsden, I.D., 1990. Morphology of the feeding apparatus of *Cancer novaezelandiae* in relation to diet and predatory behavior. *Pac. Sci.* 44, 384–400.
- Dall, W., Moriarty, D.J., 1983. Functional aspects of nutrition and digestion. *Biol. Crust.* 5, 215–261.
- de Lestang, S., Platell, M.E., Potter, I.C., 2000. Dietary composition of the blue swimmer crab *Portunus pelagicus* L.: Does it vary with body size and shell state and between estuaries? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 246, 241–257.
- Defeo, O., Castilla, J.C., 2005. More than one bag for the world fishery crisis and keys for co-management successes in selected artisanal Latin American shellfisheries. *Rev. Fish Biol. Fish.* 15, 265–283.
- Dellatorre, F.G., Lovrich, G., Rojas, L., Milano, V., Figueroa, N.D., Barón, P.J., 2014. Seasonal abundance and vertical distribution of crab larvae from northern Patagonia (Argentina): implications for their transport in a biogeographic boundary region. *Mar. Biol. Res.* 10, 37–50.
- Denardi, L., 2015. Ser chino en Buenos Aires. Historia, moralidades y cambios en la diáspora china en Argentina. *Horiz. Antropológicos* 79–103.
- Diez, M.J., Cabreira, A.G., Madirolas, A., Lovrich, G.A., 2016. Hydroacoustical evidence of the expansion of pelagic swarms of *Munida gregaria* (Decapoda, Munididae) in the Beagle Channel and the Argentine Patagonian Shelf, and its relationship with habitat features. *J. Sea Res.* 114, 1–12.
- Dima, J.B., Baron, P., Zaritzky, N., 2016. Pasteurization Conditions and Evaluation of Quality Parameters of Frozen Packaged Crab Meat. *J. Aquat. Food Prod. Technol.* 25, 745–759.

- Dowling, N.A., Dichmont, C.M., Haddon, M., Smith, D.C., Smith, A.D.M., Sainsbury, K., 2015. Guidelines for developing formal harvest strategies for data-poor species and fisheries. *Fish. Res.* 171, 130–140.
- Du Preez, H.H., 1984. Molluscan predation by *Ovalipes punctatus* (De Haan)(Crustacea: Brachyura: Portunidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 84, 55–71.
- Eastman, L.B., Thiel, M., 2015. Foraging behaviour of crustaceans predators and scavengers, in: Thiel, M., Watling, L. (Eds.), *Life Styles and Feeding Biology. The Natural History of the Crustacea Volume 2*. Oxford University Press, New York.
- Eastwood, P.D., Meaden, G.J., Carpentier, A., Rogers, S.I., 2003. Estimating limits to the spatial extent and suitability of sole (*Solea solea*) nursery grounds in the Dover Strait. *J. Sea Res., Proceedings of the Fifth International Symposium on Flatfish Ecology, Part I* 50, 151–165.
- Efron, B., 1992. Bootstrap methods: another look at the jackknife, in: *Breakthroughs in Statistics*. Springer, pp. 569–593.
- Essington, T.E., Punt, A.E., 2011. Implementing Ecosystem-Based Fisheries Management: Advances, Challenges and Emerging Tools. *Fish Fish.* 12, 123–124.
- Estes, J., Crooks, K., Holt, R., 2001. Predators, ecological rol of, en: Levin, S.A. (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego.
- FAO, 2016. State of world fisheries and aquaculture 2016 (spanish). Food & Agriculture Org, Place of publication not identified.
- FAO, 2017. FAO Fisheries & Aquaculture - Fishery Statistical Collections - Global Capture Production. URL <http://www.fao.org/fishery/statistics/global-capture-production/en> (accedido 01/02/2018).
- Felgenhauer, B.E., Abele, L.G., 1985. Feeding structures of two atyid shrimps, with comments on caridean phylogeny. *J. Crustac. Biol.* 5, 397–419.
- Fenberg, P.p B., Kaustuv R., 2008. Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Mol. Ecol.* 17 (1), 209–220.
- Fenucci, J.L., Boschi, E.E., 1975. Contribución al conocimiento biológico del cangrejo comercial de las aguas costeras de la provincia de Buenos Aires, *Ovalipes trimaculatus* (de Haan) (Crustacea, Decapoda, Portunidae). *Physis B. Aires* 34A 89 291–308.
- Fischer, S., Wolff, M., 2006. Fisheries assessment of *Callinectes arcuatus* (Brachyura, Portunidae) in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Fish. Res.* 77, 301–311.
- Gagliardini, D.A., Rivas, A.L., 2004. Environmental characteristics of San Matías Gulf obtained from LANDSAT-TM and ETM+ data. *Gayana.* 68, 186–193.

- Gaichas, S.K., Aydin, K.Y., Francis, R.C., 2010. Using food web model results to inform stock assessment estimates of mortality and production for ecosystem-based fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67, 1490–1506.
- Gelcich, S., Godoy, N., Castilla, J.C., 2009. Artisanal fishers' perceptions regarding coastal co-management policies in Chile and their potentials to scale-up marine biodiversity conservation. *Ocean Coast. Manag.* 52, 424–432.
- Giddins, R.L., 1986. Feeding ecology of the mangrove crab *Neosarmatium smithi* (Crustacea: Decapoda: Sesarmidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33, 147–155.
- Gogina, M., Glockzin, M., Zettler, M.L., 2010. Distribution of benthic macrofaunal communities in the western Baltic Sea with regard to near-bottom environmental parameters. 2. Modelling and prediction. *J. Mar. Syst.* 80, 57–70.
- Gogina, M., Zettler, M.L., 2010. Diversity and distribution of benthic macrofauna in the Baltic Sea: Data inventory and its use for species distribution modelling and prediction. *J. Sea Res.* 64, 313–321.
- González, R.A., Narvarte, M.A., Caille, G.M., 2007. An assessment of the sustainability of the hake *Merluccius hubbsi* artisanal fishery in San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Fish. Res.* 87, 58–67.
- Gorfine, H.K., Dixon, C.D., 2001. Diver behaviour and its influence on assessments of a quota-managed abalone fishery. *J. Shellfish Res.* 20, 787–794.
- Grabowski, J.H., Kimbro, D.L., 2005. Predator-Avoidance Behavior Extends Trophic Cascades to Refuge Habitats. *Ecology* 86, 1312–1319.
- Griffiths, S.P., Kuhnert, P.M., Fry, G.F., Manson, F.J., 2009. Temporal and size-related variation in the diet, consumption rate, and daily ration of mackerel tuna (*Euthynnus affinis*) in neritic waters of eastern Australia. *ICES J. Mar. Sci.* 66, 720–733.
- Guillory, V., 1993. Ghost fishing by blue crab traps. *North Am. J. Fish. Manag.* 13, 459–466.
- Guillory, V., Perry, H., Steele, P., Wagner, T., Keithly, W., Pellegrin, B., Petterson, J., Floyd, T., Buckson, B., Hartman, L., Holder, E., Moss, C., 2001. The blue crab fishery of the Gulf of Mexico, United States: A regional management plan. Gulf States Marine Fisheries Commission. 300 p.
- Guillory, V., Perry, H.M., VanderKooy, S., 2001. The blue crab fishery of the Gulf of Mexico, United States: A regional management plan. Gulf States Marine Fisheries Commission.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135, 147–186.
- Halpin, P.M., 2000. Habitat use by an intertidal salt-marsh fish: trade-offs between predation and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 203–214.

- Harnish, L., Willison, J.H.M., 2009. Efficiency of bait usage in the Nova Scotia lobster fishery: a first look. *J. Clean. Prod.*, 17, 345–347.
- Hedger, R., McKenzie, E., Heath, M., Wright, P., Scott, B., Gallego, A., Andrews, J., 2004. Analysis of the spatial distributions of mature cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) abundance in the North Sea (1980–1999) using generalised additive models. *Fish. Res.* 70, 17–25.
- Heeren, T., Mitchell, B.D., 1997. Morphology of the mouthparts, gastric mill and digestive tract of the giant crab, *Pseudocarcinus gigas* (Milne Edwards)(Decapoda: Oziidae). *Mar. Freshw. Res.* 48, 7–18.
- Hilborn, R., 2011. Future directions in ecosystem based fisheries management: A personal perspective. *Fish. Res.* 108, 235–239.
- Hines, A.H., Haddon, A.M., Wiechert, L.A., 1990. Guild structure and foraging impact of blue crabs and epibenthic fish in a subestuary of Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6, 105–126.
- Holmes, K.W., Van Niel, K.P., Radford, B., Kendrick, G.A., Grove, S.L., 2008. Modelling distribution of marine benthos from hydroacoustics and underwater video. *Cont. Shelf Res.* 28, 1800–1810.
- Holsman, K.K., McDonald, P.S., Armstrong, D.A., 2006. Intertidal migration and habitat use by subadult Dungeness crab *Cancer magister* in a NE Pacific estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 308, 183–195.
- Hosmer, D.W., Lemeshow, S., Sturdivant, R.X., 2013. Applied logistic regression. John Wiley & Sons.
- Huchim-Lara, O., Salas, S., Chin, W., Montero, J., Fraga, J., Huchim, O., Wegrzyn, G.H., Sprau, S.E., Markovitz, G.H., Stabile, J.R., y otros, 2015. Diving behavior and fishing performance: the case of lobster artisanal fishermen of the Yucatan coast, Mexico. *Strategies* 27, 28.
- Icely, J.D., Jones, D.A., 1978. Factors affecting the distribution of the genus *Uca* (Crustacea: Ocypodidae) on an East African shore. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 6, 315–325.
- Icely, J.D., Nott, J.A., 1992. Digestion and absorption: digestive system and associated organs. *Microsc. Anat. Invertebr.* 10, 147–201.
- Jaszkowiak, K., Keiler, J., Wirkner, C.S., Richter, S., 2015. The mouth apparatus of *Lithodes maja* (Crustacea: Decapoda) –form, function and biological role. *Acta Zool.* 96, 401–417.
- Jennings, S., 2005. Indicators to support an ecosystem approach to fisheries. *Fish Fish.* 6, 212–232.
- Jimenez, A.G., Kinsey, S.T., 2015. Energetics and metabolic regulation. *Nat. Hist. Crust.* 4, 391–419.

- Johnston, D., Harris, D., Caputi, N., Thomson, A., 2011. Decline of a blue swimmer crab (*Portunus pelagicus*) fishery in Western Australia—History, contributing factors and future management strategy. *Fish. Res.* 109, 119–130.
- Kennish, R., Williams, G.A., 1997. Feeding preferences of the herbivorous crab *Grapsus albolineatus*: the differential influence of algal nutrient content and morphology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 87–95.
- Kennish, R., Williams, G.A., Lee, S.Y., 1996. Algal seasonality on an exposed rocky shore in Hong Kong and the dietary implications for the herbivorous crab *Grapsus albolineatus*. *Mar. Biol.* 125, 55–64.
- Kertson, B.N., Spencer, R.D., Marzluff, J.M., Hepinstall-Cymerman, J., Grue, C.E., 2011. Cougar space use and movements in the wildland–urban landscape of western Washington. *Ecol. Appl.* 21, 2866–2881.
- Kokkoris G.D., Troumbis A.Y., Lawton J.H., 2002. Patterns of species interaction strength in assembled theoretical competition communities. *Ecol. Lett.* 2, 70–74.
- Kropp, R.K., 1986. Feeding biology and mouthpart morphology of three species of coral gall crabs (Decapoda: Cryptochiridae). *J. Crustac. Biol.* 3, 377–384.
- Kunze, J., Anderson, D.T., 1979. Functional morphology of the mouthparts and gastric mill in the hermit crabs *Clibanarius taeniatus* (Milne Edwards), *Clibanarius virescens* (Krauss), *Paguristes squamosus* (McCulloch) and *Dardanus setifer* (Milne Edwards)(Anomura: Paguridae). *Mar. Freshw. Res.* 30, 683–722.
- Laughlin, R.A., 1982. Feeding habits of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, in the Apalachicola estuary, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 32, 807–822.
- Likert, R., 1932. A technique for the measurement of attitudes. *Arch. Psychol.*
- Link, J., 2002. Does food web theory work for marine ecosystems? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230, 1–9.
- Link, J.S., Bundy, A., Overholtz, W.J., Shackell, N., Manderson, J., Duplisea, D., Hare, J., Koen-Alonso, M., Friedland, K.D., 2011. Ecosystem-based fisheries management in the Northwest Atlantic. *Fish Fish.* 12, 152–170.
- Link, J.S., Stockhausen, W.T., Methratta, E.T., 2005. Food-Web theory in marine Ecosystem, en: *Aquatic Food Webs: An Ecosystem Approach*. Oxford University Press, pp. 98–113.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Real, R., 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 145–151.
- Martelli, A., Tapella, F., González-Pisani, X., Dellatorre, F., Barón, P.J., 2016. Embryonic development of the southern surf crab *Ovalipes trimaculatus* (Decapoda: Brachyura: Portunoidea). *Sci. Mar.* 80, 499–509.

- Maunder, M.N., Punt, A.E., 2004. Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches. *Fish. Res., Models in Fisheries Research: GLMs, GAMS and GLMMs* 70, 141–159.
- Maxwell, D.L., Stelzenmüller, V., Eastwood, P.D., Rogers, S.I., 2009. Modelling the spatial distribution of plaice (*Pleuronectes platessa*), sole (*Solea solea*) and thornback ray (*Raja clavata*) in UK waters for marine management and planning. *J. Sea Res.* 61, 258–267.
- May, R.M., 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press. ed. Princeton.
- Maynard, D.M., Dando, M.R., 1974. The structure of the stomatogastric neuromuscular system in *Callinectes sapidus*, *Homarus americanus* and *Panulirus argus* (Decapoda Crustacea). *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 268, 161–220.
- McCann, K., Hastings, A., Huxel, G.R., 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395, 794.
- McClanahan, T.R., Hicks, C.C., Darling, E.S., 2008. Malthusian overfishing and efforts to overcome it on Kenyan coral reefs. *Ecol. Appl.* 18, 1516–1529.
- McGaw, I.J., Curtis, D.L., 2013. A review of gastric processing in decapod crustaceans. *J. Comp. Physiol. B* 183, 443–465.
- McKinney, C.R., McCrea, J.M., Epstein, S., Allen, H.A., Urey, H.C., 1950. Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundance ratios. *Rev. Sci. Instrum.* 21, 724–730.
- McLachlan, A., Wooldridge, T., VanDerHorst, G., 1979. Tidal movements of the macrofauna on an exposed sandy beach in South Africa. *J. Zool.* 187, 433–442.
- McPherson, J., Jetz, W., Rogers, D.J., 2004. The effects of species' range sizes on the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical artefact? *J. Appl. Ecol.* 41, 811–823.
- Melo, G.A.S. de, 2010. The Brachyura (Crustacea: Decapoda) collected by the GEDIP project between Torres, Rio Grande do Sul (Brazil) and Maldonado (Uruguay).
- Mendonça, J.T., Verani, J.R., Nordi, N., 2010. Evaluation and management of blue crab *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896)(Decapoda-Portunidae) fishery in the Estuary of Cananéia, Iguape and Ilha Comprida, São Paulo, Brazil. *Braz. J. Biol.* 70, 37–45.
- Moody, K.E., Steneck, R.S., 1993. Mechanisms of predation among large decapod crustaceans of the Gulf of Maine coast: functional vs. phylogenetic patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 168, 111–124.
- Naderloo, R., Schubart, C.D., 2010. Description of a new species of *Parasesarma* (Crustacea; Decapoda; Brachyura; Sesarmidae) from the Persian Gulf, based on morphological and genetic characteristics. *Zool. Anz. - J. Comp. Zool.* 249, 33–43.

- Naderloo, R., Türkay, M., Chen, H.-L., 2010. Taxonomic revision of the wide-front fiddler crabs of the *Uca lactea* group (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Ocypodidae) in the Indo-West Pacific. *Zootaxa* 2500, 1–38.
- Narvarte, M., González, R., Filippo, P., 2007. Artisanal mollusk fisheries in San Matías Gulf (Patagonia, Argentina): An appraisal of the factors contributing to unsustainability. *Fish. Res.* 87, 68–76.
- Narvarte, M., González, R., Medina, A., Avaca, M.S., 2011. Artisanal dredges as efficient and rationale harvesting gears in a Patagonian mussel fishery. *Fish. Res.* 111, 108–115.
- Narvarte, M., González, R., Medina, A., Avaca, M.S., Ginsberg, S., Aliotta, S., 2012. Short term impact of artisanal dredges in a Patagonian mussel fishery: Comparisons with commercial diving and control sites. *Mar. Environ. Res.* 73, 53–61.
- Narvarte, M., González, R., Osovnikar, P., Camarero, M., Curtolo, L., Reinaldo, M.O., 2007. Experimental trap fishery for the crabs *Platyxanthus patagonicus* and *Ovalipes trimaculatus* in the San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 87, 1235–1242.
- Narvarte, M., Osovnikar, P., 2008. Seguimiento de la pesquería del cangrejo *Ovalipes*: recomendaciones preliminares para un manejo sustentable en el Golfo San Matías (Informe Interno No. 018/ 08). Instituto de Biología Marina y Pesquera Alte. Storni.
- Ngoc-Ho, N., 1984. The functional anatomy of the foregut of Porcetlana platychetes and a comparison with *Galathea squamifera* and *Upogebia deltaura* (Crustacea: Decapoda). *J. Zool.* 203, 511–535.
- Orensanz, J.M., Parma, A.M., Ciocco, N.F., Cinti, A., 2007. Achievement and setbacks in the commercial diving fishery of San Jose Gulf, Argentine Patagonia. *Fish. Manag. Prog. Sustain.* 68–87.
- Osborne, T.A., 1987. Life history and population biology of the paddle crab, *Ovalipes catharus*. Tesis doctoral. Universidad de Canterbury
- Paine, R.T., 2010. Macroecology: Does it ignore or can it encourage further ecological syntheses based on spatially local experimental manipulations? (American Society of Naturalists Address). *Am. Nat.* 176, 385–393.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D., 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418, 689–695.
- Phillips, D.L., Koch, P.L., 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia* 130, 114–125.
- Phillips, D.L., Newsome, S.D., Gregg, J.W., 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia* 144, 520–527.

- Pikitch, E., Santora, C., Babcock, E.A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D.O., Dayton, Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., 2004. Ecosystem-based fishery management. *Science*. 305, 346-347.
- Pimm, S.L., 1982. Food webs, in: *Food Webs*. Springer, pp. 1–11.
- Piola, A.R., Scasso, L.M., 1988. Circulación en el golfo San Matías. *Geoacta* 15, 33–51.
- Plummer, M., 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling.
- Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83, 703–718.
- Quinn, G.P., Keough, M.J., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, UK; New York.
- R Core Team, 2016. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raimondi, P.T., Forde, S.E., Delph, L.F., Lively, C.M., 2000. Processes structuring communities: evidence for trait-mediated indirect effects through induced polymorphisms. *Oikos* 91, 353–361.
- Ravalli, C., Segura, V., Veccia, M., Hernandez, Da.R., Lopez Greco, L., 2016. Incremento de la Abundancia de Munida gregaria en el Golfo San Jorge (No. 18). INIDEP, Mar del Plata.
- Reigada, A.L.D., Negreiros-Fransozo, M.L., 2001. Feeding activity of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 and *Callinectes danae* Smith, 1869 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in Ubatuba, SP, Brazil, in: *Advances in Decapod Crustacean Research, Developments in Hydrobiology*. Springer, Dordrecht, pp. 249–252.
- Reimann, A., Richter, S., Scholtz, G., 2011. Phylogeny of the Anomala (Crustacea, Decapoda, Reptantia) based on the ossicles of the foregut. *Zool. Anz.- J. Comp. Zool.* 250, 316–342.
- Reiss, H., Cunze, S., König, K., Neumann, H., Kröncke, I., 2011. Species distribution modelling of marine benthos: a North Sea case study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 442, 71–86.
- Retamal, M.A., 1981. Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. *Gayana Zool.* 44, 1–110.
- Retamal, M.A., Arana, P.M., 2000. Descripción y distribución de cinco crustáceos decápodos recolectados en aguas profundas en torno a las islas Robinson Crusoe y Santa Clara (archipiélago de Juan Fernández, Chile). *Investig. Mar.* 28, 149–163.
- Rivas, A.L., Beier, E.J., 1990. Temperature and salinity fields in the north patagonian gulfs. *Oceanol. Acta* 13, 15–20.
- Robles, C., Sweetnam, D.A., Dittman, D., 1989. Diel variation of intertidal foraging by *Cancer productus* L. in British Columbia. *J. Nat. Hist.* 23, 1041–1049.

- Sahlmann, C., Chan, T.-Y., Chan, B.K., 2011. Feeding modes of deep-sea lobsters (Crustacea: Decapoda: Nephropidae and Palinuridae) in Northwest Pacific waters: Functional morphology of mouthparts, feeding behaviour and gut content analysis. *Zool. Anz.- J. Comp. Zool.* 250, 55–66.
- Saila, S.B., Nixon, S.W., Oviatt, C.A., 2002. Does lobster trap bait influence the Maine Inshore trap fishery? *North Am. J. Fish. Manag.* 22, 602–605
- Sakai, K., 2004. The diphyletic nature of the infraorder Thalassinidea (Decapoda, Pleocyemata) as derived from the morphology of the gastric mill. *Crustaceana* 77, 1117–1129.
- Sala, E., Sugihara, G., 2005. Food web theory provides guidelines for marine conservation, en: Belgrano, A., Scharler, U., Dunne, J., Ulanowicz, R. (Eds.), *Aquatic Food Webs: An Ecosystem Approach*. Oxford University Press, Oxford, pp. 170–183.
- Salas, S., Gaertner, D., 2004. The behavioural dynamics of fishers: management implications. *Fish Fish.* 5, 153–167.
- Salindeho, I.R., Johnston, D.J., 2003. Functional morphology of the mouthparts and proventriculus of the rock crab *Nectocarcinus tuberculatus* (Decapoda: Portunidae). *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 83, 821–834.
- Schmitz, O.J., Beckerman, A.P., O'Brien, K.M., 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78, 1388–1399.
- Schnack, E., Aliotta, S., Isla, F., Lizasoain, G., 1996. Formas de fondo asociadas a un delta de reflujo macromareal, San Antonio Oeste, Provincia de Rio Negro, Argentina. *Thalassas* 12, 121–135.
- Schneider, C., 2009. Sistema de Composición Cartográfica del Instituto de Biología Marina y Pesquera Alte. Storni San Antonio Oeste Argent. IBMPAS.
- Schoeman, D.S., Cockcroft, A.C., 1996. A description of *Ovalipes trimaculatus* (De Haan, 1833)(Brachyura: Portunidae: Polybiinae) zoeae reared in the laboratory. *South Afr. J. Mar. Sci.* 17, 113–134.
- Schubart, C.D., Reuschel, S., 2009. A Proposal for a New Classification of Portunoidea and Cancroidea (Brachyura: Heterotremata) Based on Two Independent Molecular Phylogenies, in: Martin, J.W., Crandall, K.A., Felder, D.L. (Eds.), *Decapod Crustacean Phylogenetics*. CRC press, Boca Raton, FL, pp. 533–562.
- Servicio de Hidrografía Naval Argentino, 1974. Sedimentología de la Plataforma Continental Argentina. SHN Publ H. 669/1.
- Shelton, A.O., Thorson, J.T., Ward, E.J., Feist, B.E., 2014. Spatial semiparametric models improve estimates of species abundance and distribution. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 71, 1655–1666. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0508>

- Silliman, B.R., Bertness, M.D., 2002. A Trophic Cascade Regulates Salt Marsh Primary Production. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 10500–10505.
- Silva, A.C.F., Boaventura, D.M., Thompson, R.C., Hawkins, S.J., 2014. Spatial and temporal patterns of subtidal and intertidal crabs excursions. *J. Sea Res.* 85, 343–348.
- Skilleter, G.A., Anderson, D.T., 1986. Functional morphology of the chelipeds, mouthparts and gastric mill of *Ozius truncatus* (Milne Edwards)(Xanthidae) and *Leptograpsus variegatus* (Fabricius)(Grapsidae)(Brachyura). *Mar. Freshw. Res.* 37, 67–79.
- Spiridonov, V.A., Neretina, T.V., Schepetov, D., 2014. Morphological characterization and molecular phylogeny of Portunoidea Rafinesque, 1815 (Crustacea Brachyura): Implications for understanding evolution of swimming capacity and revision of the family-level classification. *Zool. Anz.- J. Comp. Zool.* 253, 404–429.
- Suarez, M., 1658. Viajes de Varones Prudentes. Lérida.
- Suring, E., Wing, S.R., 2009. Isotopic turnover rate and fractionation in multiple tissues of red rock lobster (*Jasus edwardsii*) and blue cod (*Parapercis colias*): Consequences for ecological studies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 370, 56–63.
- Svendsen, G.M., 2013. Distribución y uso de hábitat de mamíferos marinos en el golfo San Matías. (Tesis Doctoral). Universidad Nacional del Comahue, Bariloche.
- Takahashi, K., Kawaguchi, K., 2001. Nocturnal occurrence of the swimming crab *Ovalipes punctatus* in the swash zone of a sandy beach in northeastern Japan. *Fish. Bull.-Natl. Ocean. ATMOSPHERIC Adm.* 99, 510–515.
- Trainor, A.M., Schmitz, O.J., 2014. Infusing considerations of trophic dependencies into species distribution modelling. *Ecol. Lett.* 17, 1507–1517.
- Trainor, A.M., Schmitz, O.J., Ivan, J.S., Shenk, T.M., 2014. Enhancing species distribution modeling by characterizing predator–prey interactions. *Ecol. Appl.* 24, 204–216.
- Turner, A.M., 1996. Freshwater snails alter habitat use in response to predation. *Anim. Behav.* 51, 747–756.
- Vallina, M., Moyano, M.P.S., Cuartas, E.I., Gavio, M.A., 2014. Reproductive system and size maturity of the paddle crab *Ovalipes trimaculatus* (Brachyura: Portunidae) along the Argentine coast. *J. Crustac. Biol.* 34, 357–366.
- Vasconcellos, M., Cochrane, K., Kruse, G.H., Gallucci, V.F., Hay, D.E., Perry, R.I., Peterman, R.M., Shirley, T.C., Spencer, P.D., Wilson, B., 2005. Overview of world status of data-limited fisheries: inferences from landings statistics.
- Vinuesa, J.H., 2005. Distribution of decapod and stomatopod crustaceans from San Jorge Gulf, Argentina. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 40, 7–21

- Waddington, K.I., Meeuwig, J.J., 2009. Contribution of bait to lobster production in an oligotrophic marine ecosystem as determined using a mass balance model. *Fish. Res.* 99, 1–6.
- Wear, R.G., Haddon, M., 1987. Natural diet of the crab *Ovalipes catharus* (Crustacea, Portunidae) around central and northern New Zealand. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35, 39–49.
- Werner, E.E., Gilliam, J.F., Hall, D.J., Mittelbach, G.G., 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64, 1540–1548.
- Williams, G.N., Dogliotti, A.I., Zaidman, P., Solis, M., Narvarte, M.A., Gonzalez, R.C., Esteves, J.L., Gagliardini, D.A., 2013. Assessment of remotely-sensed sea-surface temperature and chlorophyll-a concentration in San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). *Cont. Shelf Res.* 52, 159–171.
- Williams, M.J., 1981. Methods for analysis of natural diet in portunid crabs (Crustacea: Decapoda: Portunidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 52, 103–113.
- WoRMS, 2018. *Ovalipes trimaculatus* (De Haan, 1833). URL <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=246565> (accedido 21-03-2018).
- Zarnetske, P.L., Skelly, D.K., Urban, M.C., 2012. Biotic multipliers of climate change. *Science* 336, 1516–1518.
- Zuur, A.F. (Ed.), 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R, Statistics for biology and health. Springer, New York, NY.

Apéndice A

En este apéndice se adjunta el cuestionario realizado a los pescadores durante las entrevistas descritas en el Capítulo 5.

1. PESCADOR

Dueño/Armador Patrón Buzo/Operario

Región: Piedras coloradas Villarino

Pesca cangrejo en el último año?

Edad	Años como pescador	Años pescando cangrejo (Año de comienzo)	Número de días en el mar/mes	Tipo de arte de pesca que maneja	Eslora

2. PESCA DE CANGREJO

a. Qué recursos explota normalmente además de cangrejo?

Mejillón	Cholga	Caracol	Vieira	Almeja	Navaja	Panopea	Otros

b. Para decidir pescar cangrejo, cuál es la relevancia de los siguientes factores:

	Muy importante (4)	Importante (3)	Poco importante (2)	Sin importancia (1)	NS/NC
Disponibilidad de otros recursos (se puede desarrollar o no)					
Época del año					

Rendimiento de las últimas salidas a pescar cangrejo					
Experiencia de otros pescadores					
Velocidad del viento					
Dirección del viento					
Otros factores climáticos					
Demanda					
Precio					
Complete los espacios de abajo con otros factores que considere relevantes, indicando qué tan importantes son.					

c. Qué factores son relevantes a la hora de elegir un sitio de pesca para buscar cangrejo?

	Muy importante (4)	Importante (3)	Poco importante (2)	Nada importante (1)	NS/NC
Época del año					
Experiencia de salidas recientes					
Experiencia reciente de otros pescadores					
Experiencia ganada a lo largo de los años					
Velocidad del viento					
Dirección del viento					
Otros factores climáticos					
Factores ambientales (tipo de fondo, prof.)					

Factores biológicos (preponderancia de machos)					
Complete los espacios de abajo con otros factores que considere relevantes, indicando qué tan importantes son.					

- d. Utiliza un “sistema de postas”? Cuántas postas? Qué distancia recorre desde la primera hasta la última posta?
- e. Indique si está de acuerdo con las siguientes afirmaciones:

	Muy de acuerdo (5)	De acuerdo (4)	(3)	En desacuerdo (2)	Muy en desacuerdo (1)
Siempre voy a buscar cangrejo al mismo sitio					
Siempre utilizo cebo para pescar cangrejo					
Solo pesco cangrejo en ausencia de otros recursos					
La captura obtenida depende en gran parte de la experticia de los buzos					

- f. qué cantidad de buzos contrata por viaje?
- g. Extrae otras especies cuando va a pescar cangrejo? Cuáles?
- h. Qué porcentaje de su ingreso representa la pesca de cangrejo?
- i. Recuerda cambios relevantes en el precio del cangrejo? Qué precio tiene en este momento?

3. MOTIVACIONES

	Muy de acuerdo (5)	De acuerdo (4)	(3)	En desacuerdo (2)	Muy en desacuerdo (1)
El precio es más conveniente que el de otros recursos					
El armado del equipo necesario es sencillo					
La inversión monetaria necesaria es baja					
El tiempo que se invierte es menor que para otros recursos					
Es necesaria menor cantidad de personal					
El personal necesario no necesita tanta experiencia como para extraer otros recursos					
Se encuentra al cangrejo más fácilmente que a otros recursos					
Los controles ejercidos son menores					
Otras motivaciones que no hayan sido mencionadas					

4. USO DE CEBO

- Qué utiliza como cebo (qué utilizó más en el último año)? Debe pagar por ello? Precios?
- Cuanta cantidad de cebo utiliza por salida? Varía de acuerdo el lugar en el que ceba? Varía de acuerdo a la estación del año?
- Ceba uno o más lugares por salida?
- Cuánto tiempo transcurre entre que se deja el cebo y se recolecta el cangrejo? (min,max?)
- Notó diferencias en el rendimiento de distintos tipos de cebo?

5. NORMAS

- Pasa por la terminal?
- Quién llena los datos en los partes de pesca? Firma usted?
- Los partes son completados en todas las ocasiones? Qué porcentaje de veces es completado?

100%	75%	50%	25%	5-0%

- Se puede confiar en los datos de:

posición	profundidad	#buzos	Hs buceo	Captura total

Comentarios:

- Los buzos con los que trabaja (o usted mismo) posee brevet de buzo profesional?
- A qué profundidad trabaja?
- Existen controles por parte de las autoridades con respecto a buzos brevetados?
- Existen controles por parte de las autoridades con respecto a normas de seguridad?
- Tuvo alguna vez algún accidente laboral en el desarrollo de la actividad pesquera?

6. MANEJO

- a. Conoce alguna restricción impuesta por el estado (en contraparte a los compradores) con respecto a los cangrejos que está permitido comerciar?
- b. Indique que tan de acuerdo está con las siguientes afirmaciones

	Muy de acuerdo (5)	De acuerdo (4)	(3)	En desacuerdo (2)	Muy en desacuerdo (1)
Sería beneficioso para los pescadores que exista algún tipo de regulación en la pesca de cangrejo					
Sería beneficioso para los pescadores que exista una regulación en el tamaño de cangrejos que está permitido extraer					
Sería beneficioso para los pescadores que exista una regulación en el sexo de cangrejos que está permitido extraer					
Sería beneficioso para los pescadores que exista una regulación en la captura máxima					
Sería beneficioso para los pescadores que exista una época de veda					
Los pescadores deberíamos participar					

en la administración del recurso					

c. Deberían participar de las decisiones acerca de esta pesquería

	Si	no	NS/NC
Autoridades provinciales			
Autoridades municipales			
ONG conservación			
Científicos			
Pescadores que explotan el recurso			
Todos los pescadores			
Representante gremial			

OTROS

Quién más está/estuvo pescando cangrejo?

A quién más podríamos hacer esta encuesta?

a. Deberían participar de las decisiones acerca de esta pesquería

	Si	no	NS/NC
Autoridades provinciales			
Autoridades municipales			
ONG conservación			
Científicos			
Pescadores que explotan el recurso			
Todos los pescadores			
Representante gremial			

OTROS

Quién más está/estuvo pescando cangrejo?

A quién más podríamos hacer esta encuesta?